АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1958

Blank Page Digitally Inserted

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ГЕОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ НАУК
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ВОПРОСЫ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва 1958

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР
Академик Н. С. ШАТСКИЙ

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
Д. М. РАУЗЕР-ЧЕРНОУСОВА

ОТ РЕДАКЦИИ

В сборнике «Вопросы микропалеонтологии» № 2 публикуются статьи по систематике и филогении некоторых главнейших групп фораминифер (фузулинид, эндотирид, планктонных фораминифер, милиолид), особенно важных в стратиграфическом отношении. Кроме того, освещаются вопросы систематического значения отдельных морфологических признаков, что является основой пересмотра систематики фораминифер, широко развернувшегося в СССР и за рубежом.

Сборник рассчитан на широкие круги палеонтологов, стратиграфов и, особенно, микропалеонтологов производственных организаций.

А. Д. МИКЛУХО-МАКЛАЙ, Д. М. РАУЗЕР-ЧЕРНОУСОВА, С. Е. РОЗОВСКАЯ

(Ленинградский государственный университет, Геологический и Палеонтологический институты Академии наук СССР)

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ ФУЗУЛИНИДЕЙ

ВВЕДЕНИЕ

В справочном издании «Основы палеонтологии» систематика фузулинидей пересмотрена тремя авторами, написавшими и эту статью. Но характер издания не позволил изложить полностью обоснование предлагаемой там систематики, а также филогении фузулинидей. Для заполнения этого пробела и печатается эта статья.

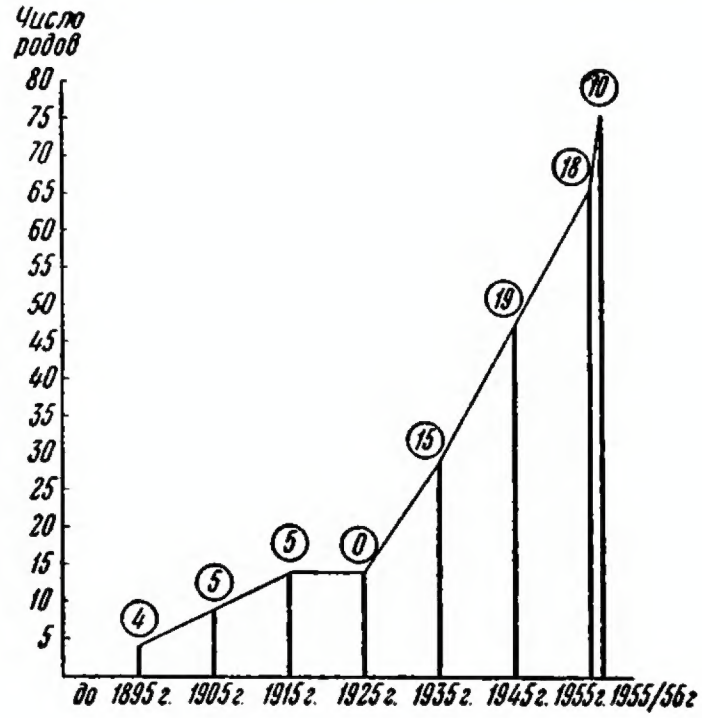
В настоящее время накопилось достаточно данных для весьма полной характеристики фузулинидей в результате широкого использования этой группы с практическими целями. На территории СССР удается полнее, чем где-либо в других странах, проследить все этапы развития этой интереснейшей группы фораминифер, и поэтому своевременно подвести итог изученности систематики и филогении фузулинидей, основываясь в основном на материалах по Советскому Союзу.

Как известно, исследование систематики и филогении фузулинидей резко продвинулось вперед лишь за последние 30 лет (фиг. 1). Но уже в тридцатых годах устанавливаются основные подсемейства и число известных родов доходит почти до сорока, т. е. до половины известных в настоящее время родов фузулинидей. Вследствие большой распространенности и многочисленности главных родов фузулинидей основной принцип современной систематики фузулинидей заложен уже в представлениях К. Денбара с соавторами (Dunbar et Condra, 1927; Dunbar et Henbest, 1933; Dunbar et Skinner, 1931, 1937), Г. А. Дуткевича (Дуткевич и Хабаков, 1934), Д. М. Раузер-Черноусовой (1936, 1937) и др.

В дальнейшем более полное освещение вопросов систематики и филогении фузулинидей дается в статьях К. Денбара и Л. Генбеста (Dunbar et Henbest, 1942), К. Денбара (Dunbar, 1945, 1948), А. Д. Миклухо-Маклая (1949, 1953), С. Е. Розовской (1950, 1952) и М. Томпсона (Thompson, 1948, 1954). В этих работах уточняется объем подсемейств, вводятся новые подсемейства. А. Д. Миклухо-Маклай выделяет подсемейства Staffellinae и Polydiexodinae, М. Томпсон и К. Фостер — Ozawainellinae, С. Е. Розовская восстанавливает подсемейство Fusulinellinae, но в объеме, отличном от принятого Штаффом и Ведекиндом. Денбар разделяет фузулинид на два семейства — Fusulinidae и Neoschwagerinidae, и уже Томпсоном поставлен вопрос о необходимости выделения особого надсемейства. Но и в этих схемах остаются спорными положения в подсемействах отдельных родов — *Pseudostaffella* и *Profusulinella,* некоторые позднепермские роды и др. Впервые Денбар и Генбест, а также Миклухо-

Маклай четко указывают на штаффеллин как на предковые формы «высших» фузулинид. М. Томпсон подтверждает наблюдения Д. М. Раузер-Черноусовой (1948) об особом составе стенок штаффеллин, легко подвергающихся перекристаллизации.

Многие авторы совершенно справедливо отмечают значение онтофилогенетического метода и принципа рекапитуляции в установлении филогенетических взаимоотношений. Однако К. Денбар и Л. Генбест с большой осторожностью подходят к этому вопросу, не без основания указывая на большое постоянство у многих родов фузулинидей признака эндотироидности, рассматриваемого обычно как прямое доказательство

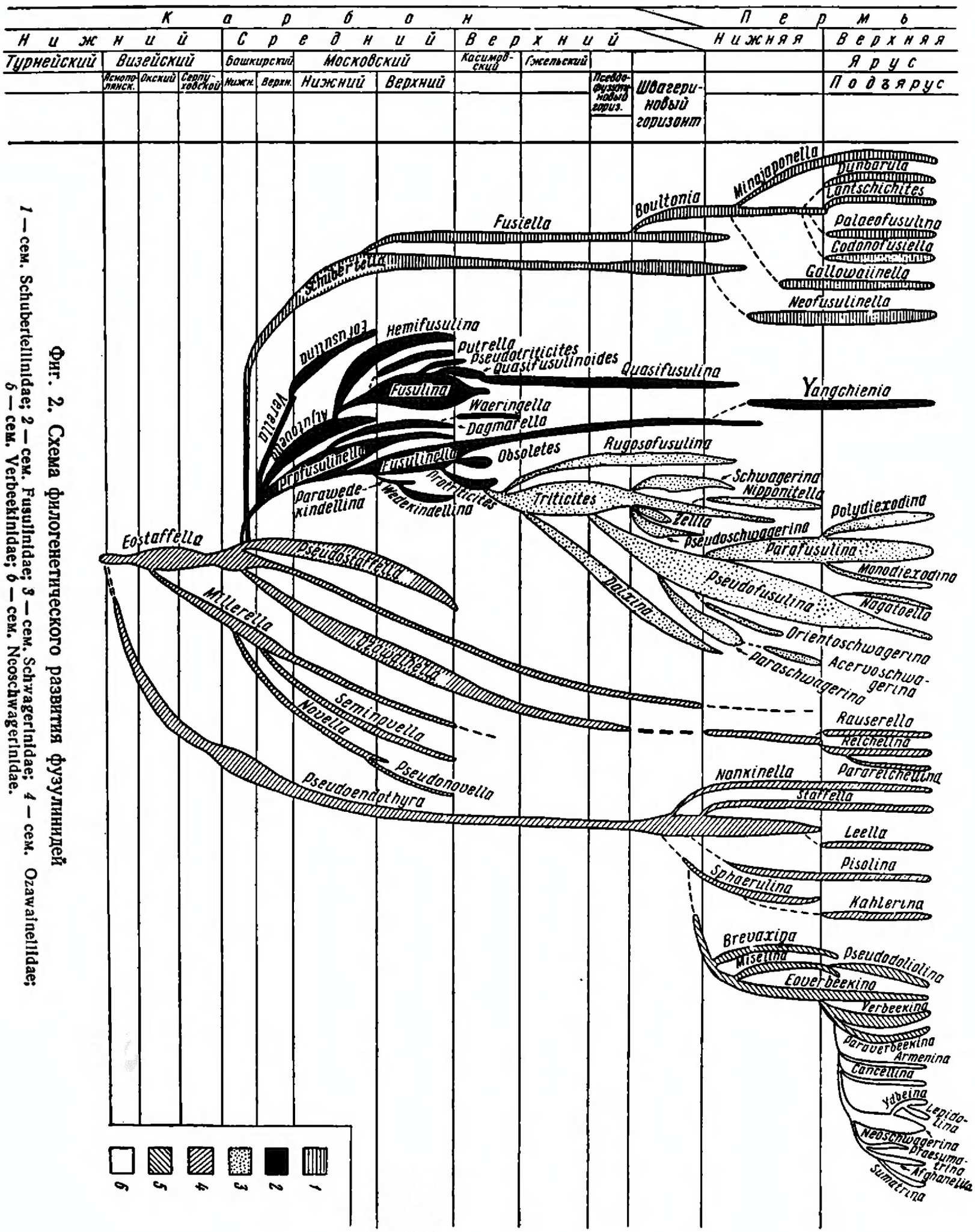


Фиг. 1. Рост числа родов фузулинидей с 1829 по 1956 г.

В кружках—цифры, обозначающие прирост числа родов.

происхождения фузулинидей от эндотир, а также на возможную зависимость расположения первых камер от размеров начальной камеры и физических свойств протоплазмы. А. Д. Миклухо-Маклай особенно подчеркивает характерное для фузулинидей появление новых родовых признаков на конечных стадиях развития, однако это положение нельзя обобщать, поскольку известны случаи становления родовых признаков на юношеской стадии (швагерины и др.) и даже на самой начальной стадии (ведекинделлины и др.). Намечаются и некоторые другие особенности в эволюции фузулинидей, как, например, развитие от округлых форм к веретенообразным и цилиндрическим с отклонением некоторых ветвей вновь к сферическим, или общее увеличение размеров в процессе филогенеза с уменьшением размеров у некоторых позднепермских уклоняющихся форм (А. Д. Миклухо-Маклай), а также усиление складчатости септ. При этом М. Томпсон особое внимание уделяет параллелизму в ряде ветвей в отношении развития складчатости септ и строения стенки. Первое совершенно справедливо отмечается им в подсем. Fusulininae, Schwagerininae и Schubertellininae; однако упрощение структуры стенки до тонкой однородной пластины в конечном ряду шубертеллинин едва ли наблюдается и у фузулинин: род *Gallowaiinella* с таким строением стенки, по всей вероятности, принадлежит ветви бультониин.

Наиболее полно систематика фузулинид изложена А. Д. Миклухо-Маклаем, К. Денбаром и М. Томпсоном. Особенно ценна последняя свод-



Фиг. 2. Схема филогенетического развития фузулинидей

1 — сем. Schubertellinidae; *2* — сем. Fusulinidae; *3* — сем. Schwagerinidae; *4* — сем. Ozawainellidae; *5* — сем. Verbeekinidae; *6* — сем. Neoschwagerinidae.

ка с критическим пересмотром систематических единиц и соображениями общего характера. Но недостаток материалов по корням фузулинидей чувствуется в слабо обоснованных филогенетических соотношениях родов. Следует отметить, что А. Д. Миклухо-Маклай правильно подчеркивает большое значение формы раковины как важнейшего признака для некоторых ветвей фузулинидей и указывает на преувеличение многими исследователями систематики фузулинидей таксономического значения строения стенки раковины (см. также Раузер-Черноусова и др., 1951; Соловьева, 1955). Вопросы систематики и филогении весьма обстоятельно рассмотрены С. Е. Розовской, однако она охватила только часть материала, слабо использовав раннекаменноугольных, древнемосковских и позднепермских фузулинидей.

Из этого краткого обзора изученности систематики и филогении фузулинидей, а также из фиг. 1 следует, что интерес к этой группе фораминифер продолжает расти. В этом оправдание нашей попытки подведения итогов в некоторых вопросах систематики и филогении фузулинидей.

О НЕКОТОРЫХ ПРЕДПОСЫЛКАХ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ ФУЗУЛИНИДЕЙ

Систематика и филогения фузулинидей на всех этапах наших исследований рассматривались как теснейшим образом взаимосвязанные и дополняющие друг друга. Совместное использование этих двух направлений показало пути разрешения вопросов и внесло существенные поправки в процесс исследования. На примере фузулинидей особенно ярко выявилась органическая связь этих двух направлений нашего познания явлений природы. Таким образом, графическое изображение филогенетического развития фузулинидей являлось не конечной задачей, а методом исследования систематики.

Основным критерием как систематики, так и филогении, несомненно, является морфологическая обособленность, относительная выдержанность ведущих и эволюирующих признаков как результат общности происхождения той или другой таксономической категории (рода, подсемейства, семейства).

Однако среди критериев таксономических категорий высокого порядка не менее существенными следует считать геологический возраст и ареал распространения. Полнота данных по геологическому возрасту определяет в значительной мере научное значение филогенетических схем, приближение их к действительности. Можно считать, что в настоящее время более или менее достаточны сведения для суждений о систематике и филогении нижне- и среднекарбоновых родов фузулинидей, несколько менее полны они по верхнекарбоновым и нижнепермским родам и явно недостаточны по верхнепермскому времени. Исходя из имеющейся полноты геологических данных, морфологическое тождество в отдельных случаях нельзя считать достаточным для категории рода. В этом отношении нельзя согласиться с М. Глесснером (Glaessner, 1955). Так, например, единичные экземпляры бультониобразных фузиелл в мячковском горизонте Русской платформы не отнесены к роду *Boultonia,* развитие которого начинается только со швагеринового времени, к тому же на других территориях. Прерывистость во времени и в ареале распространения в этом случае требуется объяснить независимо от морфологического тождества.

Родственные взаимоотношения, бесспорно, лежат в основе всех предлагаемых схем систематики и филогении фузулинидей. Но какова же

сбоснованность этих схем и вместе с тем научная их ценность в настоящее время? К сожалению, нужно признаться, что еще во многих случаях основой схем филогении являются в значительной мере наши предположения, догадки и анализ последовательности появления родов во времени. Если в схемах А. Д. Миклухо-Маклая и С. Е. Розовской профузулинеллы — потомки шубертелл, а в предлагаемой схеме — псевдоштаффелл, если А. Д. Миклухо-Маклай считает швагерин происходящими от псевдофузулин, а С. Е. Розовская — от тритицитов и т. д., то это убеждает нас в том, что филогенетические взаимоотношения между отдельными родами фузулинидей далеко еще не ясны. Это обязывает нас более четко разграничить на филогенетических схемах ясные родственные взаимоотношения (фиг. 2, сплошные линии) от еще не совсем ясных (пунктиром). К сожалению, это не всегда делается.

На нашей схеме филогении фузулинидей (фиг. 2) доказанность родства, помимо учета геохронологической последовательности и ареалов распространения, принималась при наличии следующих моментов: 1) повторения в онтогенезе филогенеза, 2) рядов конкретных филогенезов, 3) развития в определенном направлении и 4) промежуточных звеньев и нечеткой ограниченности родов.

Так, например, в онтогенезе башкирских озаваинелл ясно выражена эоштаффелловая стадия, исчезающая у более поздних озаваинелл. У верейских эофузулин первые обороты полностью повторяют обороты верелл, тогда как у каширских складчатость захватывает уже и ранние обороты. Прекрасными примерами рекапитуляции признаков являются юношеская стадия развития псевдошвагерин с ее тритицитовыми признаками или раковины лиелл на наутилоидной стадии, сходной с псевдоэндотирами, или вербекиины, повторяющие в онтогенезе штаффеллин, и т. д.

Примером конкретного филогенеза видов может послужить *Protriticites pseudomontiparus* Ros., тесно связанный своим онтогенезом и некоторыми признаками с более древними и более примитивными протритицитами и в то же время дающий переход к первым тритицитам типа *Triticites montiparus* (Ehrnb.).

Развитие в определенном направлении широко известно среди фузулинидей. Так, в наружных оборотах у позднекаширских профузулинелл появляется диафанотека, у поздневизейских эоштаффелл — килеватость, у арменин — редкие спиральные септулы и т. д., что затрудняет подчас проведение границ между профузулинеллами и фузулинеллами, эоштаффеллами и озаваинеллами, арменинами и канцеллинами и т. д. Эти ряды, обусловленные появлением нового родового признака на поздних стадиях развития, нередко не ограничиваются двумя звеньями, но могут быть прослежены в ряде родов. Так, ряд *Eostaffella — Millerella — Seminovella — Novella* характеризуется усилением эволютности оборотов, ряд *Armenina — yabeina* — появлением и усилением спиральных септул на более ранних оборотах раковины последовательно у четырех родов; ряд *Jigulites — Pseudofusulina — Parafusulina* отличается усилением складчатости и ее большей правильностью. Таких примеров можно привести много, и они являются основными доказательствами близкого родства форм.

Эти же ряды развития нередко приводят к многообразию промежуточных звеньев и к затруднениям в четком разграничении родов. Запутывают этот вопрос иногда и параллельные ряды в разных ветвях. И только на большом материале, отбросив боковые ветви и случайные отклонения, можно выделить эти промежуточные звенья как вехи общего развития. Таким промежуточным звеном можно считать род *Quasifusulinoides* в ряду *Fusulina* ex. gr. *quasifusulinoides — Quasifusulinoides — Quosifusuli-*

па. Род *Quasifusulinoides* очень недолговечен (самый конец среднего и начало верхнего карбона), ограничен в распространении, но обладает четкими морфологическими признаками второстепенного порядка. Однако не всегда легко провести грани между этими тремя родами.

Наши представления о систематике и филогении какой-либо группы могут контролироваться еще одним путем — выявлением особенностей развития всей группы в целом или ее ветвей. Некоторые особенности фузулинидей уже отмечались разными авторами, на что мы указывали во введении, но эти особенности пока носят слишком общий характер и не всегда толкуются однозначно. Более полный материал позволил нам выявить некоторые специфические особенности в развитии фузулинидей, на чем мы остановимся позднее, после рассмотрения их систематики и филогении. Сейчас же отметим лишь, что эти особенности являлись не только выводом из филогенетической схемы, но одновременно и проверкой систематики в процессе работы и вносили подчас поправки или подкрепления в намеченные систематические категории. При этом выяснилось, что один из путей к выявлению этих особенностей — это конкретизация объема родов, т. е. показ на филогенетических схемах числа видов родов. На этом основании на нашей схеме принято условное соотношение между шириной полосы рода и числом его видов, причем подсчет видов проводился на крупную стратиграфическую единицу, порядка яруса. Наименее тонкая полоса соответствует числу видов до 5, следующая градация — до 25 видов и более толстые ветви даны для родов с числом видов около 50 (любопытно, что промежуточных значений почти нет). Наиболее толстые ветви представляют только 3 рода — *Fusulina, Triticites* и *Pseudofusulina,* причем первый и второй с числом видов около 100 и третий — около 200 на ярус (фиг. 2).

Наименее полно мы смогли использовать последний критерий систематики и филогении, несомненно весьма существенный,— общий ход развития отряда в целом в связи с геологической историей Земли. В этом направлении сделано еще очень мало. Без знания ареалов распространения всех родов, центров их развития, путей миграции, связи определенных морфологических типов с палеогеографическими условиями прошлого многие вопросы систематики и филогении остаются не решенными.

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ

Согласно предложению А. В. Фурсенко, принятому в издании «Основы палеонтологии», фузулинидеи выделяются в особый отряд Fusulinida с двумя надсем. Fusulinidea и Verbeekinidea. Основным признаком отряда является особое устройство септ: складчатых у фузулинидей и с дополнительными септулами — у вербекинидей. Строение стенки и дополнительные отложения, признаки высокого ранга для фузулинидей, не могут считаться специфическими для них, так как имеется морфологическое сходство этих признаков с признаками эндотирид. Этим оправдывалось бы объединение фузулинидей и эндотирид в один отряд (или надсемейство, как это сделал М. Глесснер), и это же подтверждает бесспорное родство этих двух наиболее характерных палеозойских групп, хотя конкретных предков фузулинидей мы пока указать не можем. Всего вероятнее происхождение фузулинидей от эндотирид типа *Endothyra staffelliformis* Schern. [1], навитых почти в одной плоскости и обладающих хоматами.

[1] В этом отношении неправы К. О. Денбар и Л. Г. Генбест (Dunbar a. Henbest, 1942), отрицающие наличие хомат у эндотирид — предков фузулинидей. Этот тип дополнительных отложений иногда развит у эндотирид.

История фузулинидей характеризуется быстрой эволюцией. Они появляются на грани турнейского и визейского веков нижнего карбона и исчезают в конце перми. Основными направлениями в развитии фузулинидей является усложнение структуры стенки раковины, септального аппарата (усиление складчатости септ и развитие септул) и дополнительных отложений. Укрепление структурных элементов раковины обычно сопровождалось быстрым увеличением общих размеров, а развитие многих признаков связано между собой коррелятивно. Фузулинидеи, жившие в основном в областях значительных движений воды, нуждались в укреплении своей раковины и поэтому в процессе эволюции стали вырабатывать различные типы укрепления. Хоматы, например, расположенные по обеим сторонам туннеля в виде спиральных колец, укрепляли часть площади, ослабленную в результате резорбции септ. В процессе эволюции массивные хоматы постепенно уменьшаются и, наконец, совсем исчезают. На смену хоматам появляются новые типы укрепления раковины — интенсивная правильная складчатость, утолщенные стенки, осевые уплотнения, представляющие собой стержень между полюсами раковины, парахоматы, дополнительные перегородки (септулы) и т. д. Эти усложнения в структуре раковины вели за собой, в свою очередь, выработку еще более сложных приспособлений для осуществления процессов обмена (септальные отверстия, многочисленные туннели, множественные устья и т. д.).

Роды некоторых филогенетических ветвей заканчивали свое существование, дойдя до определенной степени развития, и не могли выработать приспособления, которые обеспечили бы их жизнедеятельность в новых условиях (*Quasifusulina, Wedekindellina* и др). Другие же, будучи более совершенными, сумели приспособиться выработкой дополнительных особенностей и достигли наиболее сложного строения скелета для этой группы фауны (*Polydiexodina, Monodiexodina* и высшие фузулиниды). Лишь резкое изменение условий существования, наступившее в конце перми, оказалось неблагоприятным для этих организмов и привело к их полной гибели.

Родоначальными формами для всех фузулинидей являются представители рода *Eostaffella,* появившиеся на грани турнейского и визейского веков. Мелкие, чечевицеобразные эоштаффеллы с более или менее симметричным строением раковины, с почти недифференцированной стенкой дают начало в визейское время двум ветвям сем. Ozawainellidae: подсем. Ozawainellinae и подсем. Staffellinae. Последние в это время представлены только родом *Pseudoendothyra,* происхождение которого от *Eostaffella* до настоящего времени еще не доказано. Прямые септы и своеобразная форма раковины (от чечевицеобразной до наутилоидной), у которой длина оси меньше диаметра, объединяют обе ветви (фиг. 2). Эти признаки обычно выдерживаются на ранней стадии развития у всех представителей, даже у поздних отклоняющихся форм (*Leella, Rauserella* и др.).

Фузулинидеи подсем. Staffellinae резко отличаются от Ozawainellinae наличием у первых более совершенной стенки четырехслойного строения, которая состоит из тектума, диафанотеки и двух текториев, переходящей в конце развития в двухслойную, которая состоит из тектума и пористой протеки. Исходный род этой группы фузулинидей — *Pseudoendothyra* — генетически очень близок с раннепермским родом *Staffella* структурой стенки, общей формой раковины на юной стадии развития и отличается от штаффелл небольшим числом оборотов, малыми размерами и более свободным навиванием спирали. Параллельно со *Staffella* от *Pseudoendothyra* в это же время отделяется еще ряд родов: *Nankinella, Sphaerulina, Pisolina, Leella* и *Kahlerina.* У первых трех некоторые признаки, как-то

большое число оборотов и очень медленное развертывание спирали, сходны с признаками *Staffella*. В то же время каждый из этих родов имеет признаки, обособляющие их друг от друга; так, *Nankinella,* имея чечевицеобразную и дискоидную раковину, вздута вблизи пупков, тогда как *Sphaerulina,* сохраняя чечевицеобразную форму раковины только во внутренних оборотах, становится почти шарообразной в наружных; у *Pisolina* же выдерживается округлая форма раковины на всех стадиях развития. Что касается верхнепермских *Leella* и *Kahlerina,* то обе они имеют штаффеллоидную форму раковины на ранней стадии развития, но совершенно ассиметричную — на взрослой, когда они приобретают специфическую форму раковины: первая — почти веретенообразную, а вторая — приближающуюся к шарообразной.

Вторая ветвь семейства — *Eostaffella — Ozawainella* (карбон — пермь) — имеет несколько ответвлений. Вся группа фузулинидей этого подсемейства сохраняет в основном форму раковины, характерную для всего семейства. Исключением являются лишь верхнепермские формы, приобретающие в последнем обороте либо неправильно-веретенообразную форму (*Rauserella*), либо развернутую (*Reichelina* и *Parareichelina*). Представители подсем. Ozawainellinae отличаются мелкими размерами и слабо дифференцированной стенкой.

Эоштаффеллы, появляясь с начала визейского времени, имеют инволютную чечевицеобразную и наутилоидную форму раковины; потомки же их обладают частично и полностью эволютной раковиной (*Millerella, Novella*). В среднекаменноугольное время, с выработкой более постоянных хомат и устойчивой формы раковины, эоштаффеллы переходят с одной стороны в чечевицеобразные *Ozawainella,* с другой — в наутилоидные или шарообразные *Pseudostaffella.* Эти переходы устанавливаются изучением онтогенезов и рядами видов с постепенным изменением признаков. *Ozawainella* продолжают существовать до поздней перми и путем изменения формы раковины в наружных оборотах дают начало *Reichelina* и *Parareichelina* с развертывающимся последним оборотом и *Rauserella* с неправильно веретенообразной формой раковины.

От той же *Eostaffella* в раннее среднекаменноугольное время берет начало интересная ветвь уже веретеновидных фузулинидей — сем. Schubertellidae, эволюирующая на протяжении всего карбона и перми. Глубокие корни этого семейства сказываются в эндотироидности внутренней части раковины, тонкости скелетных элементов (стенки и септ), слабой дифференциации стенки раковины. Оба подсемейства (Schubertellinae и Boultoniinae) отличаются в основном складчатостью септ. Первым появляется род *Schubertella,* с очень примитивным строением раковины, недифференцированной стенкой, прямыми септами и эндотироидными начальными оборотами. Наиболее вероятно происхождение его первых мелких, почти шарообразных видов от эоштаффелл группы *Eostaffella protvae,* хотя это нельзя считать доказанным. Путем дифференциации стенки (появлением тектума и часто наружного тектория), увеличения раковины и появления слабой септальной складчатости намечается переход в более позднее среднекаменноугольное время к *Fusiella.* В верхнепермское время появляется *Neofusulinella* с порами в стенке раковины, но филогения этого рода не совсем ясна. В конце верхнекаменноугольного времени от *Fusiella* отделяется *Boultonia,* отличающийся сильной и правильной септальной складчатостью и слабо различимой диафанотекой. Род *Boultonia* является начальной формой пышного пучка верхнепермских фузулинидей *(Minojapanella, Codonofusiella, Lantschichites, Palaeofusulina, Gallowaiinella* и *Dunbarula).* Общими признаками, подтверждающими их родственные связи,

являются: асимметричность внутренних оборотов, очень тонкая стенка, тонкие складчатые септы с образованием правильно расположенных арочек. Своеобразие формы раковин и степень интенсивности складчатости хорошо отделяют один род от другого.

Большая ветвь сем. Fusulinidae, состоящая из трех ответвлений (подсем. Fusulinellinae, Fusulininae и Eofusulininae), имеет корнем род *Profusulinella* (в отличие от прежних представлений). Профузулинелл мы производим от псевдоштаффелл, а не шубертелл, на следующем основании: 1) первые профузулинеллы группы *Profusulinella staffellaeformis* Kir. иногда почти не отличимы от *Pseudostaffella antiqua* (Dutk.) var. *grandis* Schlyk.; 2) первые шубертеллы, значительно более примитивные, появляются иногда в позднебашкирское время, а профузулинеллы — в раннебашкирское.

Сем. Fusulinidae резко отличается волнистыми или складчатыми септами, диафанотекальной структурой стенки, формой раковины от веретенообразной до почти цилиндрической и полным отсутствием эволютных форм.

В каширское время от *Profusulinella* отделяется *Fusulinella,* отличающийся присутствием диафанотеки. Эти два рода соединены переходами. Род *Fusulinella* в свою очередь дает несколько боковых веточек. Слепой ветвью являются 2 рода — *Parawedekindellina* — *Wedekindellina,* существовавшие в конце среднекаменноугольного времени. Эти специализированные роды отличаются от своего предка вытянутыми оборотами и особым строением дополнительных осевых уплотнений, но *Parawedekindellina* обнаруживает связь ведекинделлин с фузулинеллами.

На границе среднего и верхнего карбона *Fusulinella* дает начало *Protriticites,* который связан в верхнем карбоне с исходным родом новой филогенетической ветви *Triticites — Parafusulina* (сем. *Schwagerinidae*). Родственная связь *Fusulinella* с *Protriticites* подтверждается наличием на ранних стадиях развития протритицитов стенки с диафанотекой, массивных хомат и слабой септальной складчатости, т. е. признаков фузулинелл. Появление пор во всех слоях стенки наружных оборотов *Protriticites* отличает его от его предка и связывает с *Obsoletes*, у которого стенка, совершенствуясь еще больше, становится двухслойной почти на всех стадиях роста. В конце раннепермской эпохи от *Fusulinella,* по всей вероятности, отделяется род *Jangchienia,* отличающийся специфическими лентообразными хоматами и часто асимметричностью внутренних оборотов.

В пределах того же подсемейства род *Profusulinella* в конце среднекаменноугольного времени дает еще несколько боковых ветвей. Путем усиления складчатости септ в боковой области профузулинеллы очень постепенно переходят в род *Aljutovella* [1], а позднее — в *Dagmarella.* Последние, кроме складчатых септ, приобрели еще очень массивные хоматы и мощный наружный текторий. В свою очередь, *Dagmarella* в верхнем карбоне дают начало *Waeringella* с мощными осевыми уплотнениями.

Aljutovella является исходным родом для подсемейства Fusulininae, появившегося в московское время. Путем усиления септальной складчатости и появления пор *Aljutovella* связывается промежуточными формами с *Hemifusulina* и далее, при резкой дифференциации стенки, с *Fusulina.* Последняя, развиваясь в сторону усиления складчатости и специализации стенки (появление пор во всех слоях и на всех стадиях роста), проходит через *Pseudotriticites* и *Quasifusulinoides,* при полном исчезновении диа-

[1] Роды *Aljutovella* и *Profusulinella* настолько близки один к другому, что некоторые исследователи не признают самостоятельности рода *Aljutovella.*

фанотеки, к специализированным формам рода *Quasifusulina* (верхний карбон) с очень тонкой двухслойной стенкой, тонкими, интенсивно складчатыми септами и массивными развитыми осевыми уплотнениями.

Третье подсемейство — Eofusulininae — связано с родом *Profusulinella* через позднебашкирский род *Verella,* генетическую связь которых подтверждает недифференцированное строение стенки. Сильно вытянутая раковина с аксиальными уплотнениями с ранних оборотов и появление септальной складчатости отличают эту ветвь от ветви профузулинелл. Более сильная складчатость септ с ранних оборотов с образованием узких, высоких арочек и появление иногда на взрослой стадии слабой диафанотеки ограничивает *Eofusulina* от *Verella.*

Наконец, последней ветвью надсем. Fusulinidea, появившейся в верхнекаменноугольное время и эволюирующей до конца перми, является ветвь — *Triticites — Polydiexodina* семейства Schwagerinidae.

Наиболее примитивный подрод *Montiparus* рода *Tritictes,* родоначального рода подсем. Schwagerininae, генетически связан, как уже было сказано выше, с родом *Protriticites,* но отличается от последнего альвеолярным строением стенки раковины. В середине тритицитового времени представители подрода *Triticites* (*Triticites*) с вытянутой веретенообразной или субцилиндрической раковиной и неправильной септальной складчатостью дают начало роду *Rugosofusulina* [1], отличающемуся морщинистой и часто волнистой стенкой. В это же время от *Triticites* (*Triticites*) ответвляется род *Daixina,* который, сохраняя почти все признаки рода *Triticites,* теряет хоматы почти на всех стадиях роста. Промежуточные звенья между этими двумя родами очень обычны.

В псевдофузулиновое время от подрода *Triticites (Jigulites)* отделяется род *Pseudofusulina.* Происхождение последнего от *Jigulites* не вызывает сомнений в силу наличия у этого подрода ряда видов с довольно толстой двухслойной стенкой, складчатостью, приближающейся к правильной, и вырождающимися хоматами на взрослой стадии развития. Отличительные признаки типичных псевдофузулин — правильная складчатость и отсутствие хомат. Френотеки появляются только у некоторых более поздних видов этого рода.

В конце псевдофузулинового времени род *Triticites* дает начало ряду родов: *Pseudoschwagerina, Schwagerina* и *Zellia.* У *Pseudoschwagerina* и отчасти у *Zellia* юношеские обороты целиком повторяют все признаки рода *Triticites,* а именно веретенообразную форму раковины с интенсивной складчатостью и большую толщину стенок и септ с массивными хоматами. Только с конца юношеской стадии появляются новые особенности: шарообразная форма, широкое навивание, значительно более слабая складчатость, более тонкая стенка и слабые хоматы. *Zellia* отличается от *Pseudoschwagerina* толстой стенкой на всех стадиях роста. По наличию среди тритицитов форм с швагериноидной спиралью, тесно свернутой на внутренних оборотах и резко развертывающейся в последующих, можно предполагать родственные связи родов *Triticites* и *Schwagerina*; однако этот вопрос не решается однозначно. Кроме того, в ранней перми от *Triticites* отделяется род *Nipponitella,* сохраняющий предковые признаки на ранней стадии развития, но обладающий в последних оборотах развернутой раковиной.

С родом *Pseudofusulina,* по всей вероятности, генетически связаны

[1] Тесная генетическая связь тритицитов и ругозофузулин не вызывает сомнений, но некоторые исследователи (А. Д. Миклухо-Маклай и др.) не считают морщинистость стенки признаком родового значения. Однако выдержанность этого признака у целой группы видов позволяет настаивать на самостоятельности ругозофузулин.

Paraschwagerina, Acervoschwagerina и *Orientoschwagerina,* появившиеся в швагериновое время. Интенсивная складчатость септ и отсутствие хомат подтверждают генетическую связь этих родов как с *Pseudofusulina,* так и между собой, но тесно навитая спираль во внутренних оборотах с резким скачком в последующих и неправильная складчатость во взрослых оборотах обособляют эти формы от предковых форм. Своеобразная пузырчатая складчатость и толстая стенка юных оборотов отличают *Acervoschwagerina* от *Paraschwagerina,* а полное отсутствие складчатости в юных оборотах — *Orientoschwagerina* от обоих родов.

Pseudofusulina является также исходным родом для группы фузулинид с более сложным строением раковин (подсем. Polydiexodininae). Род *Parafusulina,* появившийся с пермского времени, связанный промежуточными звеньями с *Pseudofusulina,* отличается от последнего более постоянной правильной и интенсивной складчатостью, частыми аксиальными уплотнениями и дополнительными отверстиями для сообщения камер в виде базальных септальных отверстий (куникули).

Дальнейшая эволюция этой ветви выражается в появлении у верхнепермских потомков *Parafusulina* — родов *Monodiexodina* и *Polydiexodina* — еще большего удлинения раковин, усилении складчатости (при этом у *Monodiexodina* она ограничена нижней частью септ) и образованием у *Polydiexodina* дополнительных туннелей. Дойдя до этой стадии развития, представители этой ветви, по-видимому, не смогли выработать приспособления, которые обеспечили бы их жизнедеятельность в новых условиях. Резкое изменение условий, наступившее в конце перми, оказалось неблагоприятным для дальнейшего существования фузулинид и привело к полному их вымиранию.

Как уже отмечалось, предковыми формами надсем. Verbeekinidea были раннепермские Staffellinae, давшие начало наиболее примитивному роду высших фузулинидей *Eoverbeekina* Lee. По ряду признаков (строение стенки, щелевидное устье и т. д.) эовербеекины весьма близки к нижнепермским штаффеллинам, особенно к сферулинам. Однако эти роды резко различаются появлением у эовербеекин качественно нового признака — зачаточных парахомат и протеки. Таким образом, *Eoverbeekina,* являясь типичным промежуточным родом, послужил исходной формой, из которой развились в пермскую эпоху многочисленные Verbeekinidae, а позднее, в верхнепермское время, из этих последних — Neoschwagerinidae. Надсем. Verbeekinidea четко разделяется на два семейства — Verbeekinidae и Neoschwagerinidae.

Морфологические особенности и стратиграфическое распределение Verbeekinidae показывают, что среди них имеются 3 филогенетических ряда: *Eoverbeekina — Brevaxina, Eoverbeekina — Misellina — Pseudodoliolina* и *Eoverbeekina — Verbeekina — Paraverbeekina.* Переход от эовербеекин к бреваксинам, миселлинам и вербеекинам был, видимо, довольно резким, ибо все эти роды (при редкости промежуточных форм) существенно отличаются от родоначальных. В ряде *Eoverbeekina — Brevaxina* эволюция шла по линии резкого уменьшения размеров, изменения общей формы раковин (от сферических к сжатым по оси навивания), развития парахомат и изменения структуры стенки. Подобные же превращения претерпели вербеекиниды в ряду *Eoverbeekina — Misellina — Pseudodoliolina.* В отличие от сферических *Eoverbeekina, Misellina* приобрели эллипсоидальную форму, многочисленные парахоматы и кериотекальную стенку. Дальнейшие изменения миселлин выразились в преобразовании эллипсоидальной раковины в субцилиндрическую и общем увеличении ее размеров. Крупные субцилиндрические *Pseudodoliolina* с многочислен-

ными хорошо выраженными парахоматами встречаются на более высоких стратиграфических уровнях, нежели эллипсоидальные *Misellina*. Дальнейшего развития вербеекиниды, принадлежащие рассмотренным филогенетическим рядам, не получили.

Весьма своеобразные преобразования претерпели вербеекиниды в ряду *Eoverbeekina — Verbeekina — Paraverbeekina*. Для этого ряда очень характерно постепенное развитие довольно крупных тонкостенных раковин с относительно слабыми, но постоянными парахоматами. Вербеекины отличаются от эовербеекин более тонкой стенкой с кериотекой, постоянным присутствием парахомат и более крупной раковиной. Родство шарообразных *Verbeekina* со вздуто-веретенообразными *Paraverbeekina* устанавливается по морфологическому тождеству начальных стадий роста. *Paraverbeekina* отличаются четкой кериотекой в последних витках спирали.

В процессе эволюции Verbeekinidae наиболее изменчивыми оказались: форма раковин, характер развертывания спирали и степень развития парахомат. Наиболее устойчивыми признаками были морфологические особенности ранних частей раковин и, соответственно, более изменчивыми — поздние. Verbeekinidae в ходе развития выработали два типа стенок — более примитивный, с весьма нечеткой кериотекой в поздних стадиях роста и более развитый — с весьма ясной кериотекой в последних витках спирали. Первый тип стенок наиболее четко выражен у видов *Misellina,* второй — у *Paraverbeekina*. Новые признаки родового значения появляются у Verbeekinidae в конечные этапы онтогенеза, это хорошо устанавливается анализом морфологии раковин.

В верхнепермскую эпоху паравербеекины дали начало быстро прогрессировавшим Neoschwagerinidae. В самом начале верхнепермской эпохи появились первые представители Neoschwagerinidae — род *Armenina*. Внешне арменины весьма сходны с Verbeekinidae, но отличаются от них развитием качественно новых признаков, среди которых появление зачаточных спиральных септул I порядка, срастающихся с парахоматами, является решающим. Строение и толщина стенки, степень развития парахомат у *Armenina* весьма сходны с таковыми у *Paraverbeekina*. Однако у арменин структура стенки на участках со спиральными септулами I порядка близка к структуре стенки примитивных неошвагеринин — *Cancellina*. Таким образом, арменины представляют типичные промежуточные формы, сохранившие в основном черты морфологии вербеекинид (*Paraverbeekina*), но уже имеющие такие характерные признаки неошвагерин, как спиральные септулы.

Следующую ступень эволюционного развития представляют *Cancellina*. Для них характерно наличие довольно толстых спиральных септул во всех витках спирали и уже типично неошвагериновой стенки. В то время как арменины стоят по своему облику ближе к паравербеекинам, канцеллины весьма близки к неошвагеринам.

Дальнейшая эволюция канцеллин в ряду *Cancellina — Neoschwagerina* сопровождается общим увеличением размеров и числа оборотов, а главное — изменением облика спиральных септул I порядка и образованием спиральных септул II порядка. По сравнению с канцеллинами у *Neoschwagerina* более значительно развиты аксиальные септулы.

Неошвагерины дали начало двум филогенетическим ветвям: *Neoschwagerina — Yabenia — Lepidolina* и *Neoschwagerina — Praesumatrina — Afghanella — Sumatrina*.

Переход от неошвагерин к ябеинам характеризуется общим увеличением размеров и образованием раковин с наибольшим среди фузулинидей числом оборотов (до 28—30), а также, что весьма существенно, с

усложнением спирального аппарата. У ябеин сильное развитие получают спиральные септулы II порядка и аксиальные септулы. Первые, непостоянно присутствующие в последних витках спирали у неошвагерин, хорошо заметны во внешних оборотах у ябеин (даже у примитивных представителей этого рода). У неошвагерин аксиальные септулы немногочисленны и присутствуют лишь во внешних витках спирали, у ябеин эти септулы получают сильное развитие (до 8 аксиальных септул между 2 перегородками во всех оборотах, кроме начальных). Одновременно с увеличением числа спиральных септул идет их утонение и наблюдается редукция парахомат.

Дальнейшую специализацию показывает крайний представитель данного филогенетического ряда — род *Lepidolina*. Для него характерно общее уменьшение толщины стенки раковины, увеличение числа спиральных септул II порядка (до 3) и аксиальных септул (до 12), а также сильное уменьшение парахомат. Наряду с этим структура стенки лепидолин претерпевает значительные изменения — трабекулы становятся настолько тонкими, что при небольших увеличениях совершенно незаметны, вследствие чего создается впечатление однородной недифференцированной стенки.

Таким образом, в данном филогенетическом ряду эволюция сопровождалась общим увеличением размеров раковин и числа оборотов, характеризовалась значительным возрастанием числа спиральных септул II порядка и аксиальных, утонением стенки и трабекул, а также редукцией парахомат.

Существенно иначе происходили эволюционные изменения в ряде *Neoschwagerina — Praesumatrina — Afghanella — Sumatrina*. Переход от неошвагерин к пресуматринам происходил при общем уменьшении размеров, характеризовался утонением стенки и трабекул. Одновременно шло и изменение септального аппарата: у примитивных видов пресуматрин спиральные септулы II порядка почти не развиты, у более специализированных они почти постоянно наблюдаются в последних 2—3 оборотах, по одной между спиральными септулами I порядка. Дальнейшая эволюция пресуматрин привела к становлению рода *Afghanella*. Последний отличается от своих ближайших предков пресуматрин еще более тонкой стенкой, более значительным развитием аксиальных септул и спиральных II порядка, постоянно присутствующих в большинстве оборотов между спиральными септулами I порядка, и появлением у спиральных септул II порядка булавовидных утолщений, характерных для афганелл и сумматрин.

Афганеллы дали начало суматринам, представители которых являются одними из наиболее специализированных неошвагеринид. Суматрины отличаются от афганелл специфическими признаками — меньшими размерами, более удлиненной раковиной, резко утоненной стенкой раковин с плохо различимыми трабекулами. Другим существенным различием обоих родов является у суматрин большее число спиральных септул II порядка между парой спиральных септул I порядка.

Сравнивая изменения, происшедшие в двух филогенетических ветвях неошвагеринид, можно видеть, что преобразование одних признаков шло сходными путями, конвергентно, других же — дивергентно. Параллельно шло изменение структуры и толщины стенки, а также общее усложнение септального аппарата. Развитие остальных признаков шло дивергентно: в ряду *Neoschwagerina — Lepidolina* происходило увеличение общих размеров раковин и числа оборотов, значительно варьировала форма септул, имела место постепенная редукция парахомат. В ряду *Neoschwagerina — Sumatrina* наблюдается уменьшение общих размеров и числа оборотов и,

вместе с тем, довольно устойчиво сохранялась форма спиральных септул и парахомат.

На основании всего сказанного систематика фузулинид принимается следующая.

ОТРЯД FUSULINIDA

НАДСЕМ. FUSULINIDEA

Сем. Ozawainellidae Thompson et Forster, 1937

Подсем. Ozawainellinae Thompson et Forster, 1937, с родами:
Eostaffella Rauser, 1948, *Millerella* Thompson, 1942, *Novella* Grozdilova et Lebedeva, 1950, *Pseudostaffella* Thompson, 1942, *Ozawainella* Thompson, 1935, *Reichelina* Erk, 1941, *Parareichelina* K. M.-Maclay, 1956, *Rauserella* Dunbar, 1944
Подсем. Staffellinae M.-Maclay, 1949, с родами:
Pseudoendothyra Michailov, 1939, *Staffella* Ozawa, 1925, *Nankinella* Lee, 1933, *Sphaerulina* Lee, 1933, *Pisolina* Lee, 1933, *Leella* Dunbar et Skinner, 1937, *Kahlerina* Kochansky-Devide, 1956.

Сем. Schubertellidae Skinner, 1931

Подсем. Schubertellinae Skinner, 1931, с родами:
Schubertella Staff et Wedekind, 1910, *Fusiella* Lee et Chen, 1930, *Neofusulinella* Deprat, 1912
Подсем. Boultoniinae Skinner et Wilde, 1954, с родами:
Boultonia Lee, 1927, *Minojapanella* Fujimoto et Kanuma, 1953, *Gallowaiinella* Chen, 1937, *Codonofusiella* Dunbar et Skinner, 1937, *Lantschichites* Toumansky, 1953, *Palaeofusulina* Deprat, 1912, *Dunbarula* Ciry, 1948, *Paradoxiella* Skinner et Wilde, 1955

Сем. Fusulinidae Moeller, 1878

Подсем. Fusulininae Rhumbler, 1895, с родами:
Fusulina Fischer de Waldheim, 1829, *Hemifusulina* Moeller, 1877, *Pseudotriticites* Putrja, 1940, *Putrella* Rauser, 1951, *Quasifusulinoides* Rauser et Rosovskaya gen. nov., *Quasifusulina* Chen, 1934, возможно *Akijoshiella* Toriyama, 1953
Подсем. Fusulinellinae Staff et Wedekind, 1910, с родами:
Profusulinella Rauser et Beljaev, 1936, *Aljutovella* Rauser, 1951, Dagmarella Solovjeva, 1955, *Waeringella* Thompson, 1942, *Fusulinella* Moeller, 1877, *Wedekindellina* Dunbar et Henbest, 1933, *Parawedekindellina* Safonova, 1951, *Obsoletes* Kireeva, 1952, *Jangchienia* Lee, 1933, *Protriticites* Putrja, 1948, *Pseudofusulinella* Thompson, 1951.
Подсем. Eofusulininae Rauser et Rosovskaya, 1956, с родами:
Verella Dalmatskaya, 1952, *Eofusulina* Rauser, 1951

Сем. Schwagerinidae Dunbar et Henbest, 1930

Подсем. Schwagerininae Dunbar et Henbest, 1930, с родами:
Triticites Girty, 1904, *Daixina* Rosovskaya, 1949, *Rugosofusulina* Rauser, 1937, *Pseudofusulina* Dunbar et Skinner, 1931, *Nipponitlla* Hansawa, 1938, *Schwagerina* Moeller, 1877, *Pseudoschwagerina* Dunbar et Skinner, 1936, *Zellia* Franz et Gustava Kahler, 1937, *Paraschwagerina* Dunbar et Skinner, 1936, *Orientoschwagerina* M.-Maclay-1955, *Acervoschwagerina* Hanzawa, 1949, *Nagatoella* Thompson, 1936, *Chusenella* Hsu, 1942
Подсем. Polydiexodinae M.-Maclay, 1953, с родами:
Parafusulina Dunbar et Skinner, 1931, *Monodiexodina* Sosnina, 1956, *Polydiexodina* Dunbar et Skinner, 1931

НАДСЕМ. VERBEEKINIDEA

Сем. Verbeekinidae Staff et Wedekind, 1910, с родами:

Eoverbeekina Lee, 1933, *Verbeekina* Staff, 1909, *Paraverbeekina* M.-Maclay, 1955, *Misellina* Schenck et Thompson, 1940, *Brevaxina* Schenck et Thompson, 1940, *Pseudodoliolina* Yabe et Hanzawa, 1932

Сем. Neoschwagerinidae Dunbar et Condra, 1927, с родами:

Armenina M.-Maclay, 1955, *Cancellina* Hayden, 1909, *Neoschwagerina* Yabe, 1903, *Praesumatrina* Toumanskaja, 1950, *Afghanella* Thompson, 1946, *Sumatrina* Volz, 1904, *Yabeina*, Deprat, 1914, *Lepidolina* Lee, 1933

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ФУЗУЛИНИДЕЙ

Из рассмотрения филогенетической схемы фузулинид (фиг. 2) следуют некоторые общие выводы:

1. Для каждой группы родов, подсемейств и семейств четко обрисовывается своя эпоха расцвета и усиления видо- и родообразования. Так, для наиболее древних озаваинеллин эпоха расцвета — середина и конец визейского века, раннебашкирское и раннепермское времена, для штаффеллин — ранняя пермь, для фузулинин — позднекаширское и раннеподольское время, для фузулинеллин — позднебашкирское и подольское, для бультониин — ранне- и позднепермское, для швагеринин — псевдофузулиновое и швагериновое, для полидиексоединин — поздняя пермь, для вербеекинид — конец ранней перми и начало поздней перми, а для неошвагеринид — более поздняя пермь. Этот факт заставляет считать геологическое время существенным элементом определения всех крупных систематических единиц.

2. На схеме хорошо выражены различия темпов и характера эволюции фузулинидей разных ветвей филогенетического древа: древние формы — наиболее долгоживущие и медленно эволюционирующие; обратное наблюдается у более поздних родов. Так, хорошо вырисовываются длинные, прямые и слабо ветвящиеся ветви озаваинеллид и шубертеллинид, а также левые ветви (на схеме) вербеекинин. Совершенно иной вид ветвей среднего и верхнего карбона с короткими ветвистыми пучками, иногда с ветвлением II и III порядка. Того же типа и ход развития неошвагеринид. На этом основании мы оставляем Pseudostaffella как слепую прямую ветвь в сем. Ozawainellidae, поскольку по общему типу развития псевдоштаффеллы ближе к этому семейству, чем к сем. Fusulinidae, что не согласуется с воззрениями М. Томпсона (Thompson, 1948).

3. Древние роды (озаваинеллид и шубертеллид) дали вторичную вспышку формообразования в нижней и верхней перми, притом с большим числом аберрантных форм (развернутых, неправильно построенных, уклоняющихся от типа). У более поздних филогенетических ветвей период развития короче, с более постоянными и однообразными темпами, и развернутых форм очень мало (только *Nipponitella* у швагеринид).

4. Наиболее древние роды менее широко распространены. Так, в Северной Америке редки шубертеллы, озаваинеллы, неизвестны фузиеллы, вереллы и эофузулины и др. Наиболее широко распространены многие средне- и верхнекаменноугольные роды основных ветвей с большим числом видов, как-то: фузулинеллы, фузулины, тритициты, псевдофузулины. Некоторые роды боковых ветвей тех же стволов неизвестны в Северной Америке, например, швагерины Евразиатского континента и др. Более поздние роды иногда имеют очень ограниченное распространение (палеофузулины, ниппонителлы и др.), но имеются и с широким ареалом (парафузулины, некоторые роды вербеекинидей).

5. Устойчивость основных признаков родов, семейств и отряда и их таксономическая значимость различны у разных ветвей, но характер и степень этой устойчивости обычно выдерживаются в пределах групп и ветвей. Так, форма раковины — устойчивый признак разных семейств отряда. Родовым признаком он остается только для озаваинеллид и вербеекинидей, частично для шубертеллид, т. е. для ветвей более древних. В то же время форма раковин является в большинстве случаев у более поздних ветвей (Fusulinidae и Schwagerinidae) лишь видовым признаком.

В отношении строения стенки — одного из основных таксономических признаков фузулинид — наблюдается обратная картина. Этот признак

неустойчив и только родового значения в пределах озаваинеллид, вербеекинидей и частично шубертеллид. У этих древних ветвей данный признак находится еще в стадии становления, наблюдается его быстрая эволюция у разных родов в пределах всех ветвей вербеекинидей и отдельных родов озаваинеллид. В сем. Fusulinidae строение стенки более устойчиво, чаще оно характеризует группы родов и подсемейства, но нередко еще и роды. Лишь у швагеринид этот признак устанавливается и становится постоянным для всего семейства. Таким образом, таксономическое значение данного признака в общем повышается по мере эволюции фузулинидей.

Строение септального аппарата — признак, несомненно, самого высокого таксономического значения, порядка надсемейства и отряда. У наиболее древних родов специфичность этого признака не выражена, признак слабо эволюирует, прямые септы озаваинеллид, шубертеллид и вербекинид еще напоминают предковую форму — эндотир. Лишь у фузулинид, швагеринид и бультониин появляется складчатость перегородок — признак этого надсемейства. Чрезвычайно своеобразное устройство септального аппарата у неошвагеринид четко характеризует все это семейство. Таким образом, этот признак, появившийся не на самых ранних стадиях развития отряда, а лишь в раннебашкирское время, четко эволюировал в течение всего развития отряда, сохраняя высокий ранг таксономического значения.

Дополнительные отложения, унаследованные фузулинидеями от эндотирид, в надсем. Fusulinaceae не поднимаются выше признака родового значения. Обычно этот признак коррелятивно связан, с одной стороны, с формой раковины (осевые уплотнения), с другой — с устьем. Прямая зависимость этого признака от характера устья особенно резко выражена у надсем. Verbeekinidea, где парахоматы наряду с многочисленными устьями становятся признаком надсемейства.

Таким образом, из анализа хода развития основных систематических признаков фузулинидей и их таксономической значимости следует, что в процессе эволюции отряда таксономический ранг основных признаков или оставался постоянным, или чаще менялся, в иных случаях понижаясь, а в других повышаясь: в процессе становления и закрепления нового качественного признака обычно повышалось его таксономическое значение.

6. У большинства родов новые признаки родового значения появляются на поздних этапах онтогенеза путем надставки стадий, что нередко создает большие трудности в разграничении родов. Но известны случаи резких скачкообразных изменений самой начальной части раковины или в конце юношеской стадии. В случае морфогенеза на поздних стадиях эволюция происходила в полном соответствии с принципом рекапитуляции; в иных случаях обычно выпадают ранние стадии и онтогенез сильно сокращен.

7. Некоторые другие особенности в развитии фузулинидей, указанные ранее разными авторами (Денбар и Генбест, Розовская, Миклухо-Маклай, Томпсон и др.), в основном подтверждаются. Они выражаются, во-первых, в увеличении общих размеров раковины (хотя наблюдается и обратное, например уменьшение в ряду *Eoverbeekina — Brevaxina* или у аберрантных форм штаффеллин); во-вторых, в изменении формы раковины от близкой к шарообразной или наутилоидной в направлении к веретенообразным или субцилиндрическим формам с редкими исключениями; в-третьих, в параллельности в ряде ветвей (Fusulinidae, Schwagerinidae, Boultoniinae) в отношении усиления складчатости и ее большей правильности

по мере эволюции фузулинидей, в-четвертых, более тонких в ряде ветвей стенках раковин с более однородным их строением (Boultoniinae, *Polydiexodina, Lepidolina, Sumatrina)* на конечных стадиях эволюции стенок, следующей за этапом усложнения структуры и утолщения стенок.

8. Появление принципиально новых качеств наблюдается одинаково как у древних и медленно эволюционирующих ветвей, так и у более поздних и быстрее развивающихся.

Как указывалось, все эти особенности в развитии фузулинидей являются существенным выводом нашего исследования, но в то же время и проверкой наших положений. Выявление этих особенностей приближает нашу систематику и филогению фузулинидей к естественной системе. Но нельзя закрывать глаза на то, что нам неизвестны предки еще многих родов фузулинидей. Так, еще неясным остается появление широко распространенных шубертелл, швагерин, парашвагерин и других родов, не установлены корни фузулинидей в целом и корни специфических штаффеллин с их особыми стенками; только догадываемся мы о происхождении и родстве многих пермских и, особенно, верхнепермских родов, пока еще мало известных, и т. д.

Бесспорно, что еще много интересного и практически важного ждет исследователей фузулинидей. Но все же в настоящее время это одна из лучше изученных групп фораминифер, и поэтому особенности развития фузулинидей представляют и более широкий интерес как пример хода развития одной из групп животного мира, изученной на достаточно широком материале.

ЛИТЕРАТУРА

Дуткевич Г. А. и Хабаков А. В. Пермские отложения Восточного Памира и палеогеография верхнего палеозоя Центральной Азии. Тр. Таджикско-Памирск. экспед. Акад. наук СССР, 1934, вып. 8 (Таджикская комплексная экспедиция 1932 г.).

Миклухо-Маклай А. Д. Верхнепалеозойские фузулиниды Средней Азии. Л., изд. Ленингр. гос. унив., 1949.

Миклухо-Маклай А. Д. К систематике сем. Fusulinidae. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., 1953, № 159, сер. геол., вып. 3.

Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие (в печати). Изд-во АН СССР.

Раузер-Черноусова Д. М. К вопросу стратиграфического значения верхнепалеозойских фораминифер. Изв. Акад. наук СССР, 1936, сер. геол., № 1.

Раузер-Черноусова Д. М. Верхнепалеозойские фораминиферы. В кн.: Определитель фораминифер нефтеносных районов СССР, т. 1. Л.— М., Глав. ред. горнотопливн. лит., 1937, гл. 2.

Раузер-Черноусова Д. М. Материалы к фауне фораминифер каменноугольных отложений Центрального Казахстана. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1948, вып. 66.

Раузер-Черноусова Д. М., Г. Д. Киреева, Г. Е. Леонтович, Н. Д. Грызлова, Т. П. Сафонова и Е. И. Чернова. Среднекаменноугольные фузулиниды Русской платформы и сопредельных областей. М., Изд-во Акад. наук СССР, 1951.

Розовская С. Е. Род *Triticites*, его развитие и стратиграфическое значение. Тр. Палеонтол. инст. Акад. наук СССР, 1950, **26.**

Розовская С. Е. Фузулиниды верхнего карбона и нижней перми Южного Урала. Тр. Палеонтол. инст. Акад. наук СССР, 1952, **40.**

Соловьева М. Н. К вопросу о строении стенки фузулинид и систематическом значении этого признака. Докл. Акад. наук СССР, 1955, **101,** № 1.

Туманская О. Г. О высших фузулинидах из верхнепермских отложений СССР. Бюлл. Моск. общ. испытат. природы, отд. геол., 1950, 25, № 4.

Dunbar C. O. The Geologic and Biologic Significance of the Evolution of the Fusulinidae. Trans. N. Y. Acad. Sci., Ser. 2, 1945, 7, No 8.

Dunbar C. O. Fusuline Foraminifera. In: Cushman J. A. Foraminifera, Cambridge, Harvard Press, 1948.

Dunbar C. O. a. Condra D. E. The Fusulinidae of the Pennsylvanian system in Nebraska. Nebraska Geol. Surv. Bull., ser. 2, 1927, No 2.

Dunbar C. O. a. Henbest L. G. Fusulinidae. In: Cushman J. Foraminifera, their classification and economic use. 3 ed. Charon, Mass., 1933.
Dunbar C. O. a. Henbest L. G. Pennsylvanian Fusulinidae of Illinois. St. Geol. Surv., Illinois. Bull., 1942, No 67.
Dunbar C. O. a. Skinner J. New Fusulinid genera from the Permian of West Texas. Amer. Journ. Sci. 1931, **22.**
Dunbar C. O. a. Skinner J. Permian Fusulinids of Texas. Geology of Texas, v. 3, p. 2, Univ. Texas Bull., 1937, No 3701.
Glaessner M. Taxonomic, stratigraphic and ecologic studies of Foraminifera and their interrelation. Micropaleontology, 1955, No 1.
Thompson M. L. Studies of American Fusulinids. Univ. Kansas Paleontol. Contrib., Protozoa, 1948, art. 1.
Thompson M. L. American Wolfcampian Fusulinids. Univ. Kansas Paleontol. Contrib., Protozoa, 1954, art. 5.

В. Г. МОРОЗОВА

(Геологический институт Академии наук СССР)

К СИСТЕМАТИКЕ И МОРФОЛОГИИ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НАДСЕМЕЙСТВА GLOBIGERINIDEA

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Планктонные фораминиферы — одна из самых ценных руководящих групп ископаемых простейших, давно используемая для стратиграфической корреляции мезо- и кайнозойских отложений, в частности для расчленения и сопоставления осадков морского палеогена. Стратиграфическое значение планктонных фораминифер отмечалось Дж. Кешмэном (Cushman, 1928_2, 1940, 1950; Кэшмэн, 1933), М. Глесснером (1934, 1937, 1937_1, 1937_2; Glaessner, 1945), Н. Н. Субботиной (1934, 1936, 1947, 1949, 1950, 1953), В. А. Шохиной (1937) и многими другими исследователями. Н. Н. Субботина и М. Глесснер в своих работах особенно большое значение придавали глобороталиидам и глобигеринидам. В. А. Шохина (1937), М. Рей (Rey, 1938), Г. Тальман (Thalmann, 1942) и П. Бронниман (Bronnimann, 1950) подчеркивали стратиграфическое значение рода *Hantkenina.*

В СССР изучение планктонных фораминифер в настоящее время настолько продвинулось, что может быть положено в основу единой зональной стратиграфической схемы палеогена.

Первая зональная схема подразделения палеогеновых отложений по планктонным фораминиферам была предложена и развита в работах Н. Н. Субботиной для Северного Кавказа. Эта схема базировалась на изучении развития родов *Globorotalia, Globigerina* и, отчасти, *Globigerinoides.* Разработанная первоначально ее автором для Северного Кавказа, схема с некоторыми добавлениями и уточнениями оказалась применимой в Крыму (Самойлова, 1946; Морозова, 1946_1), Закавказье (Халилов, 1950; Качарава, 1954; Качарава и Попхадзе, 1955), Туркмении (Морозова, 1949; Халилов, 1948) и многих других районах Альпийской складчатой области и ее предгорного прогиба. Однако для северной платформенной полосы распространения палеогена СССР эта схема не может быть полностью применена, так как по условиям климатической зональности большинство глобороталиид и многие виды глобигеринид не распространялись севернее 50 параллели. Для северной палеогеографической области палеогена СССР мною предложена (Морозова, в печати) другая зональная схема, основанная на изучении развития не только планктонных, но и бентосных фораминифер. Сопоставление зональных схем северной области с южной основывается главным образом на планктонных фораминиферах. Поэтому понятно, что вопросы систематики и морфологии такой исключительно ценной для стратиграфии группы, как планктонные фораминиферы, вызывают постоянный интерес.

Классификация планктонных фораминифер имеет уже длительную историю. Некоторые представители планктонных фораминифер были описаны в первой половине XIX в. (*Globigerina* d'Orbigny, 1826, *Orbulina* d'Orbigny, 1839). В 1862 г. Карпентер (Carpenter, 1862) установил сем. Globigerinidae. К этому семейству в работах по фораминиферам второй половины XIX в. и начала XX в. была отнесена большая часть спирально свернутых планктонных раковин. Остальные представители этой группы попадали в другие семейства. Так, например, представители рода *Gümbelina* чаще всего в старых классификациях включались в сем. Textulariidae (Hantken, 1875), а многие глобороталииды попадали в сем. Rotaliidae (Orbigny, 1826, 1840).

В 1924 г. Кешмэн установил род *Hantkenina,* а в 1927 г. им же были выделены роды *Globigerinoides, Globigerinella, Hastigerinella.* В первом издании классификации фораминифер Кешмэна (Cushman, 1928_2) планктонные фораминиферы были распределены между семействами: Globigerinidae Carpenter, 1862; Globorotaliidae, Cushman, 1928; Heterohelicidae Cushman, 1928; Hantkeninidae Cushman, 1928. Гюмбелиниды выделены в особое подсемейство Gümbelininae в составе сем. Heterohelicidae, объединяющего, кроме этого подсемейства, известковых донных фораминифер. Это подразделение планктонных фораминифер осталось без существенных изменений в последующих изданиях классификации Д. Кешмэна (1933; Cushman, 1940, 1950).

М. Глесснер (Glaessner, 1945) подсем. Gümbelininae Кешмэна предложил считать самостоятельным семейством и поместил его в надсем. Rotaliidea, а сем. Hantkeninidae ввел в сем. Globigerinidae в качестве подсемейства.

Ж. Сигаль (Sigal, 1952) вновь рассматривает гантекенинид как особое семейство в составе 7 родов: *Schakoina, Hantkenina, Aragonella, Thalmanina, Applinella, Hantkeninella, Crybrohantkenina.* Н. Н. Субботина (1953) также рассматривает гентекенинид как особое семейство, не выделяя, однако, дробных родовых единиц, перечисленных выше. В вопросе о происхождении палеогенового рода *Hantkenina* она придерживается точки зрения Д. Кешмэна, считавшего, что этот род произошел от верхнемелового рода *Schakoina.* В составе палеогеновых представителей сем. *Globorotaliidae* ею был установлен новый род *Acarinina.* Представители сем. Gümbelinidae в рассматриваемой работе не были описаны.

Все или почти все упомянутые выше авторы, помимо классификации, рассматривали вопросы морфологии, изменчивости и филогении отдельных групп планктонных фораминифер; однако единого мнения о вопросах биологического значения признаков и эволюции этой группы нет, единой терминологии признаков также пока не существует. Поэтому назрела необходимость ревизии наших представлений о планктонных фораминиферах — одной из важнейших для стратиграфии групп ископаемых организмов. Ниже изложены некоторые факты и выводы, полученные в результате изучения планктонных фораминифер палеогена СССР, производившегося мною в течение нескольких лет. Эти результаты могут быть полезны при пересмотре систематики этой группы.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Основой для изучения эволюции планктонных фораминифер, так же как и любой другой группы фораминифер, служат признаки морфологии их раковин. По своему значению некоторые из этих признаков могут считаться таксономическими.

Морфологическим признаком является любая черта строения раковины,

по которой ее можно отличить от других раковин. Число морфологических признаков может быть очень велико, достигая нескольких сотен у специализированных видов планктонных фораминифер. Мною была предпринята попытка подсчета признаков у вида *Truncorotalia aragonensis* (Nuttall). В результате подсчета наиболее заметных признаков их оказалось около 200 у экземпляра этого вида из разреза среднего эоцена берегового обрыва Черного моря, в 10 км к северу от с. Джубга. Из этого набора признаков примерно 130 признаков оказались общими у данной особи и у 50 особей, отобранных из одного и того же образца. Примерно 100 признаков оказалось одинаковыми с признаками особей из соседних образцов, взятых на 0,5 м ниже и на 0,5 м выше данного образца. 50 признаков — общие для особей из 10 образцов, происходящих из одного и того же слоя, и только около 20 признаков можно считать общими для всех особей данного вида, происходящих из разных палеогеографических провинций нижнего подъяруса среднего эоцена, к которому приурочен рассматриваемый вид.

Сравнительный анализ выявленных морфологических признаков этого вида показывает, что только некоторое, относительно небольшое, число их имеет систематическое значение. В приведенном примере к этой группе признаков относится небольшое число (два десятка) отчетливых морфологических признаков, обладающих относительной стойкостью, консервативностью и подверженных наименьшей изменчивости в горизонтальном направлении; эти признаки являются наиболее общими и отмечаются у всех особей вида. Преобладающее большинство остальных признаков — результат индивидуальной изменчивости и систематического значения не имеет.

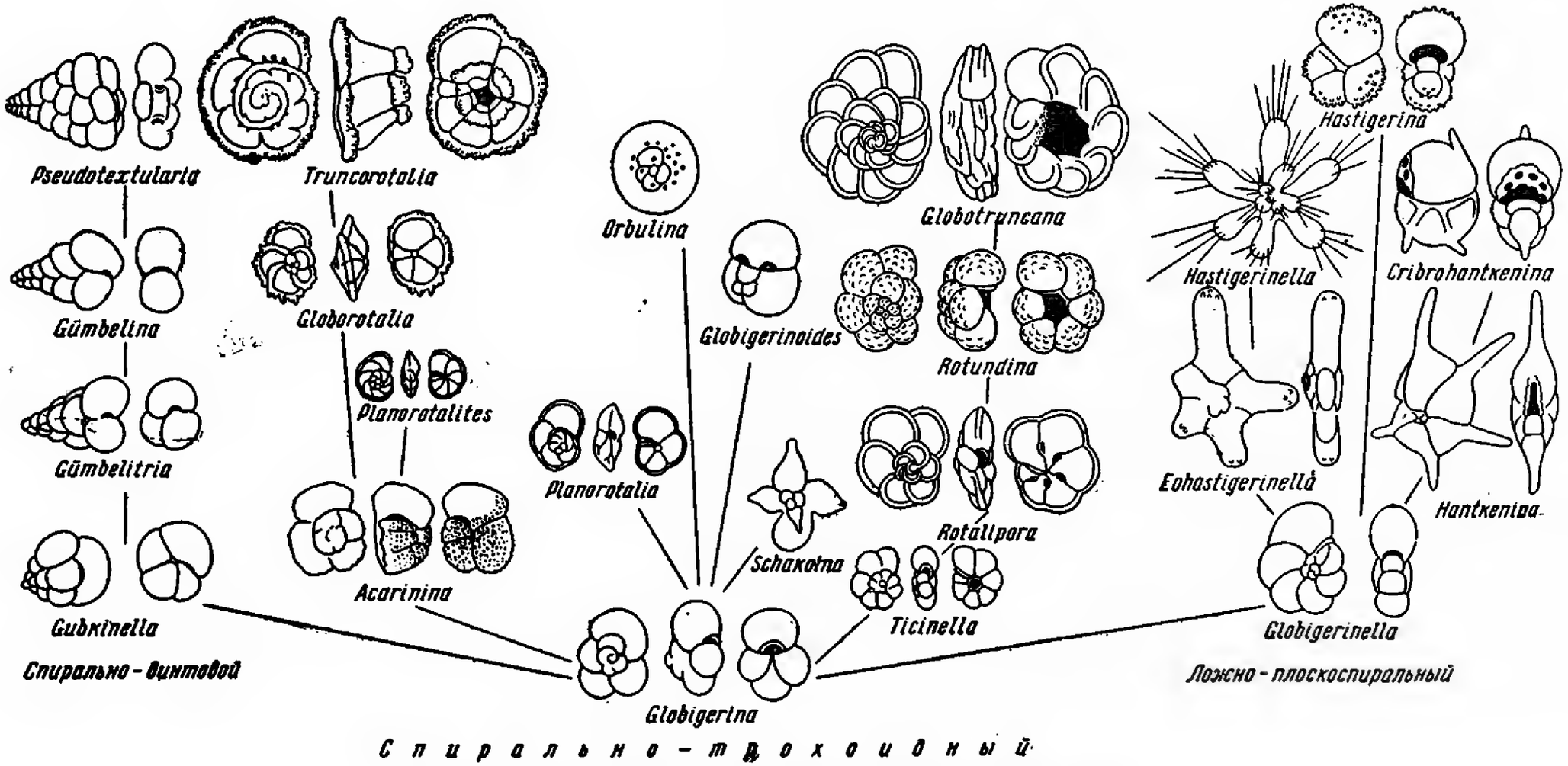
Под таксономическим (систематическим) признаком следует понимать такой признак, который позволяет отличать одну таксономическую (систематическую) категорию от другой. Основным свойством таксономического признака является его диагностичность. Число таксономических признаков у планктонных фораминифер сравнительно невелико, во всяком случае во много раз меньше, чем число морфологических признаков, и варьирует у разных групп.

Для систематики планктонных фораминифер наиболее важны следующие таксономические признаки: 1) тип строения и форма раковины; 2) форма боковых сторон (у ложно-плоскоспиральных раковин), спиральной и пупочной сторон (у спирально-трохоидных раковин) или начального и устьевого конца (у спирально-винтовых раковин); 3) форма наружного края; 4) обороты, их число, форма и расположение; 5) камеры, их число, форма и взаимное расположение; 6) перегородки или септы; 7) швы; 8) строение пупочной области; 9) форма устьевой поверхности; 10) форма и строение устья; 11) структура стенки; 12) строение поверхности раковины и скульптура.

Обычно наблюдается определенная взаимосвязь между многими таксономическими признаками, например между формой раковины, формой составляющих ее камер и характером швов, между строением раковины, формой ее сторон и степенью угловатости края, и т. д.

Типы строения раковин

Довольно рано, еще в юрское или нижнемеловое время, среди планктонных фораминифер наметились три основных морфологических типа строения раковин, существующих до настоящего времени: 1) спирально-трохоидный, 2) ложно-плоскоспиральный и 3) спирально-винтовой



Фиг. 1. Типы строения раковин планктонных фораминифер.

(фиг. 1). Ряд переходных родов и видов связывает эти три морфологических типа между собой. В литературе широко известны раковины первого типа, называемого обычно трохоидным. Раковины второго типа часто описываются как плоскоспиральные или спирально-плоскостные (Субботина, 1953), однако Д. Кешмэн (Cushman, 1928_2) отметил трохоидное расположение ранних камер у некоторых представителей этого типа, например у глобигеринелл, по крайней мере у микросферических форм. Поэтому здесь он и назван ложно-плоскоспиральным.

Спирально-трохоидный тип. Этот тип строения раковин характеризуется расположением камер по низкой спирали. Диаметр раковины обычно превышают высоту, у некоторых родов (*Orbulina, Globigerinoides*) он равен высоте, а в единичных случаях (у вида *Globigerinoides rubriformis* Subb.) — немного меньше высоты. Стороны, как правило, резко дифференцированы. На одной из них видны все обороты (спиральная сторона), на противоположной — только один последний оборот с пупочным углублением в центре (пупочная сторона) [1].

По спирально-трохоидному типу построены раковины нескольких наиболее широко распространенных родов планктонных фораминифер, в частности большая часть фораминифер палеогена, например *Globigerina, Globorotalia, Globigerinoides.*

Спирально-трохоидный тип строения, по-видимому, является наиболее древним морфологическим типом раковин планктонных фораминифер. Он появляется с юры.

Ложно-плоскоспиральный тип. Этот тип характеризуется плоскоспиральной наружной формой раковины и спирально-трохоидным расположением ее внутренних оборотов. Часто скрыто-трохоидное строение обнаруживается только у микросферических форм, а мегасферические раковины полностью или почти полностью инволютны и двусторонне симметричны на всех стадиях роста. Наиболее типичным примером может служить бо́льшая часть представителей рода *Globigerinella.* Спирально-трохоидное строение у представителей родов *Eohastigerina* и *Hantkenina* часто выражается в небольшой асимметрии боковых сторон раковины, а иногда в центре одной из сторон бывает видна небольшая часть внутренних оборотов спирали, в то время как другая сторона полностью инволютна (фиг. 1). Высота раковин этого типа обычно значительно меньше их диаметра. Лишь у единичных, наиболее специализированных представителей раковина приближается к сферической форме (*Crybrohantkenina*). По ложно-плоскоспиральному типу построены раковины широко распространенных в палеогене родов *Globigerinella, Eohastigerinella, Hantkenina, Crybrohantkenina, Hastigerinella,* а также современного вида *Hastigerina.*

Ложно-плоскоспиральный тип строения впервые появляется среди раковин планктонных фораминифер нижнего мела. Этот тип менее древний, чем спирально-трохоидный, от которого он, по-видимому, произошел.

По морфологическому признаку среди раковин первого и второго типа можно выделить субсферический (скрыто-трохоидный) подтип. Шарообразная или субсферическая форма раковины довольно обычна у планктонных фораминифер и часто появляется на более поздних стадиях развития обоих разобранных выше типов — спирально-трохоидного и ложно-плоскоспирального. Такая форма раковины образуется различными путями.

В палеогене наиболее широко распространены шарообразные раковины либо такого строения, как у рода *Orbulina*, либо как у *Globigerinoides*;

[1] Подробнее об этих терминах см. дальше.

по своему происхождению эти раковины тесно связаны со спирально-трохоидным морфологическим типом. Шарообразная форма раковины у представителей рода *Orbulina* обусловлена быстрым и прогрессивно ускоряющимся ростом камер, в результате которого последняя камера охватывает все остальные. Снаружи видна лишь эта последняя шарообразная камера, значительно превышающая по своим размерам всю остальную раннюю часть раковины, которая оказывается заключенной внутри последней камеры. Местоположение ранних оборотов иногда отмечено снаружи небольшим бугорком. Шлифование и разламывание раковин орбулин только в редких случаях позволяет обнаружить наличие маленькой внутренней спирально-трохоидной начальной части, так как часто она отсутствует вследствие либо прижизненного растворения хрупких и тонких стенок, либо последующей кристаллизации.

Субсферическая форма раковин рода *Globigerinoides* обязана своим происхождением также быстрому росту поздних камер, но рост этот более равномерный, и поэтому наружная часть раковины образована не одной, а несколькими камерами последнего оборота. У ранних представителей *Globigerinoides* камеры разделены довольно глубокими швами и раковина напоминает по своему строению раковины глобигерин, особенно раковины *Globigerina apertura* Cushman.

На поздних стадиях эволюционного развития планктонных фораминифер ложно-плоскоспирального типа строения также проявляется тенденция к образованию субсферической раковины. Например, представители рода *Eohastigerinella* из палеоценовых и эоценовых отложений обладают плоской пятикамерной раковиной ложно-плоскоспирального типа, у которой камеры расположены в одной (экваториальной) плоскости. Современные представители *Hastigerinella,* представляющего, несомненно, близкий потомковый род *Eohastigerinella,* обладают раковиной скрыто-трохоидного типа с камерами, расположенными в разных взаимно пересекающихся плоскостях, в пределах более или менее правильной сферической поверхности.

Другим примером может служить развитие родов *Hantkenina и Crybrohantkenina.* Раковины поздних верхнеэоценовых представителей этой группы родственных родов, относящихся к роду *Crybrohantkenina* Tahlmann, становятся если не шарообразными, то значительно более округлыми, чем экваториально уплощенные ранние представители той же группы из рода *Hantkenina* (фиг. 1). Таким образом, шарообразный подтип строения у раковин планктонных фораминифер является результатом конвергенции и появляется на поздних стадиях развития разных морфологических ветвей, часто перед их исчезновением (*Haitkenina, Crybrohantkenina*).

Раковины планктонных фораминифер скрыто-трохоидного субсферического подтипа встречаются в ископаемом состоянии начиная с нижнего мела. Они особенно широко распространены в палеогеновых и современных отложениях.

С п и р а л ь н о - в и н т о в о й т и п. У раковин фораминифер спирально-винтового типа строения камеры образуют высокую спираль. Число камер в обороте — от 2 до 4 [1], высота раковины, как правило, превышает ее диаметр в $1^1/_2$ — 2 раза.

У раковин этого типа обычно различают начальный и устьевой концы. Следует помнить о том, что устьевой конец этих раковин соответствует

[1] Лишь у одного очень специализированного верхнемелового рода *Pseudotextularia* число камер в последних оборотах превышает 4, достигая иногда 8 и даже 10. Однако ранние обороты у этого рода всегда двукамерны.

пупочной стороне раковин спирально-трохоидного типа, а та часть раковины, на которой расположен начальный конец, гомологична спиральной стороне раковины того же типа. Ей следует присвоить название спиральной части.

Число морфологических признаков у раковин спирально-винтового типа значительно меньше, чем у раковин остальных типов, особенно признаков диагностических, важных для систематики. Большинство их очень нечетко, поэтому разработка систематики этой группы планктонных фораминифер крайне трудна.

Раковины спирально-винтового типа свойственны родам *Gubkinella* [1], *Gümbelitria*, *Gümbelina*, *Pseudotextularia*.

Наиболее ранние представители этого типа строения планктонных фораминифер встречаются в верхнем мелу (*Gümbelitria* и, возможно, *Gubkinella*), откуда также известен наиболее высоко специализированный род *Pseudotextularia*. В верхнем мелу раковины описываемого типа строения достигают максимальной величины и дают виды, обладающие высокой специализацией. Эти факты указывают на то, что расцвет этой группы видов, по-видимому, приурочен к верхнему мелу.

Интересным фактом является приуроченность рода *Gümbelitria* к северной палеогеографической области в палеогеновое время.

Спирально-винтовой тип строения планктонных фораминифер является очень древним типом, появившимся в мезозое и достигшим расцвета в верхнем мелу. Наличие переходных четырехкамерных представителей (*Gubkinella*) связывает этот тип строения со спирально-трохоидным типом, являющимся, по-видимому, родоначальным типом, от которого произошли оба остальных — сперва спирально-винтовой, затем ложно-спирально-плоскостной.

Обороты

Раковины планктонных фораминифер всех типов обычно состоят из оборотов, подразделенных на камеры, внутренние полости которых более или менее широко сообщаются между собой. Каждый оборот включает от 2 до 4 камер или является многокамерным. Обороты расположены инволютно или эволютно. Эволютное расположение оборотов наблюдается только у спирально-винтовых раковин. У раковин спирально-трохоидного и ложно-плоскоспирального строения обороты частично или полностью инволютны.

Число оборотов (равное числу камер в ряду у спирально-винтовых раковин) у одного и того же вида подвержено значительным колебаниям, связанным с принадлежностью к различным генерациям. Данный признак может быть использован в качестве видового диагностического признака, но при этом следует указывать пределы его изменчивости (2—$2^1/_2$ оборота, 3—4 оборота и т. д.).

Стороны

Боковые стороны. Термин боковые стороны (латериальные стороны) является сборным. Под боковой стороной у раковин ложно-плоскоспирального типа строения подразумеваются стороны, перпендикулярные

[1] Род *Gubkinella* был установлен И. С. Сулеймановым (1955) из верхнемеловых отложений Средней Азии; в палеогеновых отложениях он неизвестен. Тесное морфологическое сходство с родом *Globigerina* позволяет предполагать, что род *Gubkinella* был родоначальником остальных гюмбелинид и, следовательно, мог появиться в нижнем мелу.

оси навивания, имеющие одинаковое или почти одинаковое строение. У раковин спирально-винтового типа строения боковыми сторонами называют более или менее уплощенные поверхности вдоль рядов камер. У двурядных раковин таких поверхностей — 2, у трехрядных и четырехрядных — соответственно — 3 и 4.

Для обозначения сторон раковин спирально-трохоидного типа строения этот термин не применяется, а выделяются спиральная и пупочная стороны.

Спиральная сторона. У спирально-трохоидных раковин обороты с одной стороны расположены эволютно, образуя более или менее низкую спираль. Эту сторону следует называть спиральной. Иногда спиральная сторона бывает выражена и у раковин ложно-плоскоспирального типа строения, по крайней мере у микросферических форм.

Пупочная сторона. У раковин спирально-трохоидного типа на стороне, противоположной спиральной, снаружи виден только последний оборот, в центре которого расположен пупок. Эту сторону следует именовать пупочной [1].

Камеры

Почти все взрослые особи планктонных фораминифер палеогена многокамерны. Исключение представляет род *Orbulina* с вторично-однокамерной раковиной.

Камеры представляют собой более или менее правильной формы подразделения раковины. Величина камер постепенно увеличивается по мере роста раковины, при этом рост может быть более или менее равномерным. По форме камеры могут быть шарообразными, овальными, полусферическими, их очертания с боковых сторон бывают округлые, овальные, крыловидные, треугольные, субтреугольные и др. Различают боковые (спиральная, пупочная) и септальные стороны камер.

Измерение величины камер следует производить по отношению к направлению роста раковины. Ширина камер — расстояние между внутренней и наружной септами (в шлифе) или септальными швами (снаружи) [2]. высота — расстояние между спиральным швом и наружным краем раковины, толщина — расстояние между боковыми сторонами камер. Обозначение размеров раковины, ее оборотов и камер я предлагаю производить по направлению роста. Единство принципа поможет устранить разнобой в обозначениях размеров разных групп фораминифер, который существует даже в одном из лучших наших изданий — в сборниках «Ископаемые фораминиферы СССР».

Таксономическим значением обладают обычно не абсолютные величины камер, а соотношение их высоты и ширины, скорость возрастания размеров и т. д.

[1] В русской литературе укрепились термины: спинная сторона для эволютной стороны и брюшная сторона — для инволютной. Однако у некоторых групп фораминифер, например у развернутых кристеллярий, брюшной стороной принято называть внутреннюю часть спирали, а спинной — ее наружную часть. По функциональному значению термин брюшная сторона следовало бы применять для обозначения той стороны, на которой расположено устье (или главное устье у многоустьевых раковин), поскольку функция питания осуществляется преимущественно при помощи устья, а безустьевую — спинной. В целях унификации терминологии лучше применять предлагаемые здесь названия, оставляя употребление терминов спинная и брюшная стороны только для тех случаев, когда нужно подчеркнуть указанное выше функциональное значение. Термины спиральная и пупочная стороны широко употребляются многими современными авторами, например Боуэном (Bowen, 1954).

[2] У спирально-трохоидных форм это расстояние многие авторы ошибочно называют длиной.

Образование камер связано с ритмичностью роста протоплазмы. Механика роста камер еще недостаточно изучена, однако сопоставление данных о строении раковин современных и ископаемых фораминифер приводит к заключению о том, что рост камер обусловлен деятельностью протоплазмы, находящейся не только внутри раковин, но и обволакивающей ее тонким слоем снаружи (Кешмэн, 1933, стр. 20, рис. 4). Косвенным указанием на это служит изменчивость стенки последних камер. Стенка последней камеры, первоначально тонкая, по мере роста раковины становится все более толстой вследствие наслаивания на нее снаружи и изнутри слоев извести. Наблюдается также, что скульптура обычно бывает более толстой и мощной на поверхности предшествующих камер, чем на поверхности последней камеры, которая на начальных стадиях своего роста часто бывает вовсе лишена наружных скульптурных образований. Последнее обстоятельство дало основание Н. Н. Субботиной (1953) трактовать некоторые аномальные последние камеры как газовые камеры, или «плавательные пузыри», облегчающие пассивное передвижение.

Последняя камера бывает четырех типов: 1) нормально развитая, расположенная по спиральной оси (оси роста), с устьем; 2) такая же тонкостенная, «гладкая»; 3) мелкая недоразвитая, расположенная по оси, с устьем; 4) мелкая недоразвитая, расположенная асимметрично к спиральной оси. Первый и второй типы камер наиболее широко распространены и встречаются на всех стадиях роста раковин. Третий и четвертый типы встречаются преимущественно у крупных раковин, находящихся на взрослой стадии и представляют собой результат старческого перерождения скелета, как это явление правильно объяснил Д. Кешмэн (Cushman, 1928_2). Пористость стенки этих камер и наличие аналогичных тонкостенных последних камер у многих донных известковых фораминифер делает очень мало вероятным предположение Н. Н. Субботиной о том, что пузыревидные последние камеры с гладкой стенкой представляют собой отличительную особенность планктонных фораминифер и появились в результате приспособления к флоттированию.

Н. Н. Субботина (1953) предложила выделять по признаку расположения камер 4 морфологических типа планктонных фораминифер: 1) роталиевидный с двумя подтипами — трохоидным и спирально-плоскостным, 2) гроздевидный, 3) конический и 4) сферический. В этом подразделении, отдельные элементы которого можно принять, ведущее значение придано признаку расположения камер, а тип строения раковин сочтен признаком второстепенным. Недооценка ведущей роли типа строения раковин привела к тому, что Н. Н. Субботина дала в значительной мере морфологическую, а не морфолого-генетическую классификацию.

Расположение камер может быть: 1) гроздевидным или глобигериновым, 2) многорядным, 3) глобигеринелловым, 4) роталиевидным, 5) обратно-коническим, 6) сферическим или субсферическим.

Гроздевидное расположение камер наиболее примитивно, свойственно представителям планктонных фораминифер с субшарообразной формой камер (*Globigerina*) и появляется с юры.

Многорядное расположение представляет собой следующую ступень развития гроздевидного расположения камер, характеризующуюся образованием правильных рядов камер, которые расположены в направлении роста раковины и появляются в результате строго ритмичного роста камер и их взаимного расположения под углом 90° (четырехрядное расположение) — *Gubkinella*, 120° (трехрядное расположение) — *Gümbelitria* и 180° (двурядное расположение) — *Gümbelina*.

Важным видовым диагностическим признаком является число камер

в ряду и скорость их роста, которая бывает быстрой и медленной, равномерной и неравномерной. Многорядное расположение камер появляется с нижнего мела.

Роталиевидное расположение характеризуется двояковыпуклой формой сторон и сжатыми со спиральной и септальной сторон камерами. Такое расположение камер наблюдается только у раковин спирально-трохоидного типа строения и сопровождается более или менее сильной сжатостью раковины по оси. Роталиевидное расположение характеризует более высокую ступень развития планктонных фораминифер, чем гроздевидное, и известно с нижнемелового времени. Примером может служить род *Rotalipora*, появляющийся, по нашим наблюдениям, в южной части Дагестана с нижнего альба, а по наблюдениям Х. М. Саидовой в северных районах Дагестана — с апта.

Роталиевидное расположение широко распространено среди верхнемелового планктона у родов *Rotalipora* и *Globotruncana,* а также у *Planorotalia,* появляющегося в верхнем мелу и доживающего до нижнего эоцена.

Для глобигеринеллового расположения характерны сильно сжатые по оси навивания высокие камеры. Такое расположение свойственно большинству раковин ложно-плоскоспирального типа строения (*Globigerinella, Eohastigerinella, Hantkenina* и др.). Оно появляется, по данным Н. Н. Субботиной (1953), с нижнего апта, т. е. почти одновременно с роталиевидным расположением камер.

Обратно-коническое[1] расположение камер наблюдается у некоторых (однокилевых) глоботрункан и у глобороталий и характеризуется конической (подроды *Globorotalia* и *Planorotalites)* или усеченно-конической (подрод *Truncorotalia*) формой пупочной стороны.

У раковин субсферического строения наблюдается сферическое (*Orbulina*) или субсферическое (*Globigerinoides)* расположение камер. В данном случае тип строения раковин и расположение камер совпадают. В остальных случаях тип строения раковин является более крупным таксономическим признаком, характерным для целых семейств планктонных фораминифер. Расположение камер представляет собой более мелкий подчиненный таксономический признак, по которому можно различать роды и подроды, причем в результате конвергенции одинаковое расположение наблюдается иногда у нескольких родов. Форма камер — еще более мелкий таксономический признак, отражающий различия между видами. Попутно следует отметить, что случаи конвергенции признаков тем чаще, чем меньше таксономическое значение признака.

Септы и швы

Внутренняя стенка камер, разделяющая соседние камеры, называется септой. Снаружи камеры разделены швами. По расположению швов различают спиральный шов — место соединения на наружной поверхности раковины двух соседних оборотов один с другим и септальные швы — место соединения на наружной поверхности раковины двух соседних камер одного и того же оборота или ряда у спирально-винтовых раковин. Своеобразное строение иногда обнаруживает срединный шов, представляющий собой место соединения двух соседних рядов

[1] Соответствует коническому типу Н. Н. Субботиной (1953); переименовано мною, в целях сохранения единого принципа терминологии данного признака, по способу расположения камер на спиральной стороне, отражающему основное направление роста раковины.

камер. Срединных швов столько, сколько рядов. Те и другие присутствуют у раковин спирально-винтового типа строения.

Швы бывают углубленные, плоские и выпуклые, одноконтурные и двуконтурные, радиальные, прямые, косые и изогнутые (дуговидные, сигмоидальные и др.). Наиболее примитивный тип строения швов — одноконтурные глубокие прямые швы, например такие, как у большинства представителей родов *Globigerina* и *Gümbelina*. Остальные типы швов являются производными от этого типа. Признак строения швов является большей частью видовым признаком у планктонных фораминифер.

Пупок и пупочная область

У спирально-трохоидных и ложно-спирально-плоскостных раковин обычно присутствует пупок — отверстие между внутренними концами камер, неплотно соединяющимися между собой. Пупок может быть узким и широким, мелким и глубоким, у некоторых родов он вовсе отсутствует (*Globogerinoides*) [1].

Пупок обычно бывает расположен в пупочной ямке, представляющей собой углубление в центре пупочной области. Иногда он окружен приподнятыми концами камер, которые могут быть отворочены наружу. У специализированных форм *Globorotalia* пупочные концы камер покрыты шипами.

В ходе эволюции разных групп планктонных фораминифер мезо- и кайнозоя широкий пупок и зияющее устье представляли собой признак высокой специализации. Этот признак присутствует у разных морфологических групп планктонных фораминифер на различных стадиях их развития, например у большинства представителей верхнемелового рода *Globotruncana*, у некоторых палеогеновых представителей *Globigerina*, как, например, у *Globigerina apertura* Cushman из верхнего эоцена, и у наиболее высоко развитых глобороталиид (*Truncorotalia*). Развитие широкого пупка и зияющего устья у различных групп планктонных фораминифер представляет собой яркий пример параллельного развития этого признака у групп родственных организмов, развивавшихся самостоятельно, но выработавших аналогичный морфологический признак в процессе адаптации к планктонному образу жизни (рис. 2).

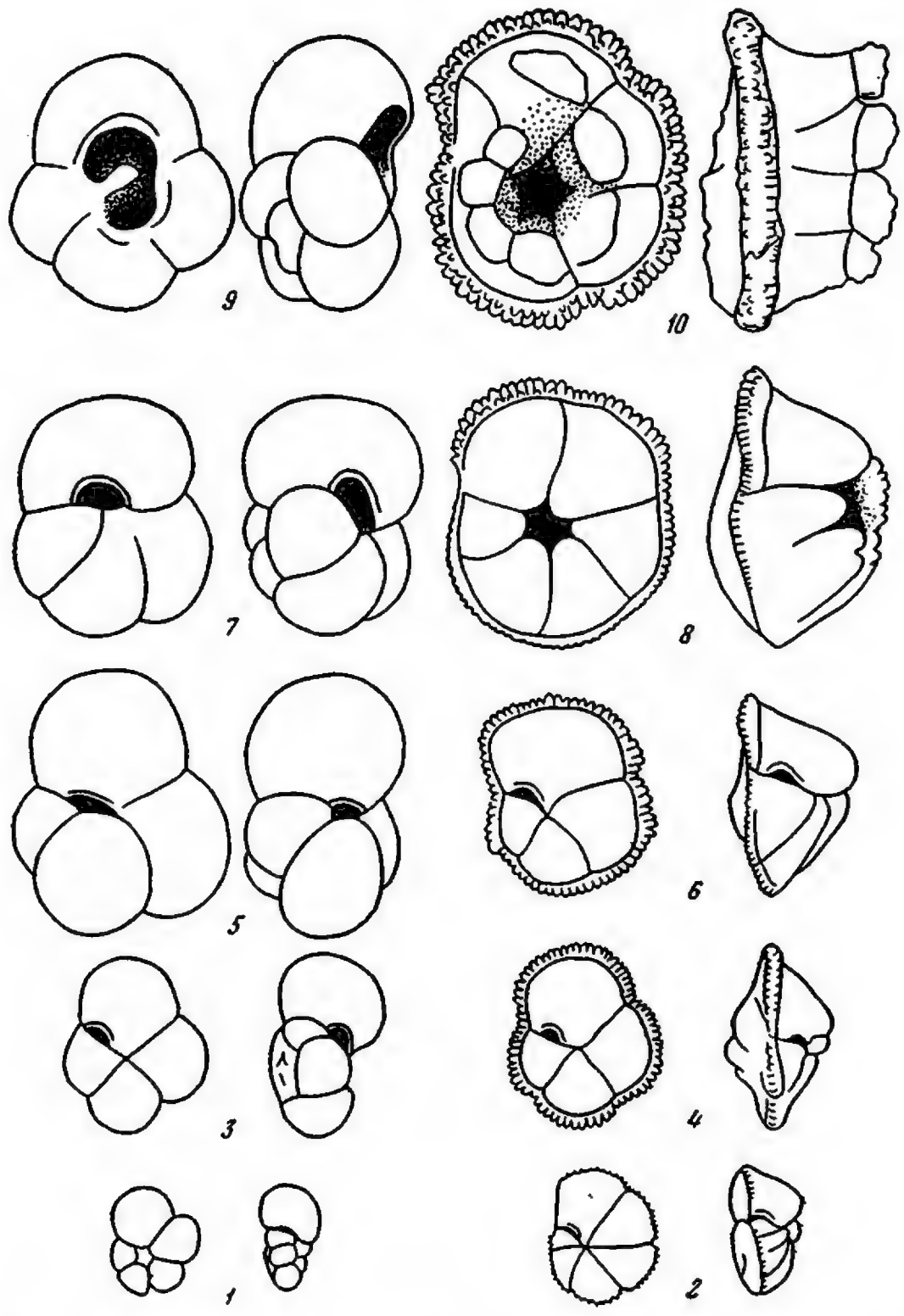
Устье

По количеству устьев раковины планктонных фораминифер подразделяются на одноустьевые, многоустьевые и безустьевые. У одноустьевых раковин присутствует лишь одно (единичное) устье; у многоустьевых развиты множественные устья: одно главное устье и добавочные устья; у безустьевых, как, например, у *Orbulina*, устья отсутствуют. Функцию устья у этого рода выполняют поры — мелкие и несколько более крупных пор (фиг. 3).

Единичное устье у одноустьевых раковин и главное устье у многоустьевых бывает щелевидной, полулунной, полукруглой и круглой формы. У ганткенин главное устье трехлопастное. Устье часто окружено губой, представляющей пластинчатый, валикообразный или бахромчатый вырост стенки.

Расположение главного устья различно. В преобладающем большинстве случаев оно расположено у основания камер вдоль септального шва

[1] В таких случаях можно считать, что пупок закрытый.



Фиг. 2. Параллельное развитие широкого пупка и зияющего устья у родов *Globigerina*, *Acarinina*, *Globorotalia* и *Truncorotalia*.

1—2 — закрытый пупок и щелевидное базальное устье у *Globigerina pseudobulloides* Plummer (*1*) и *Acarinina angulata* (White) (*2*); *3, 4, 6* — закрытый пупок и полулунное базальное устье у *Globigerina varianta* Subb. (*3*), *Globorotalia crassata* Cushman (*4*) и *G. lensiformis* Subb. (6); *5* — небольшое пупочное устье у *Globigerina pseudoeocenica* Subb.; *7, 8* — открытый пупок и широкое пупочное устье *b Globigerina compacta* Subb. (*7*) и *Truncorotalia aragonensis* (Nuttall) (*8*); *9, 10* — широкий пупок и зияющее устье, образовавшиеся вследствие слияния устьев всех камер последнего оборота у *Globigerina apertura* Cushman (*9*) и *Truncorotalia aragonensis* (*Nuttall*) var. *caucasica* (*Glaessner*) (*10*).

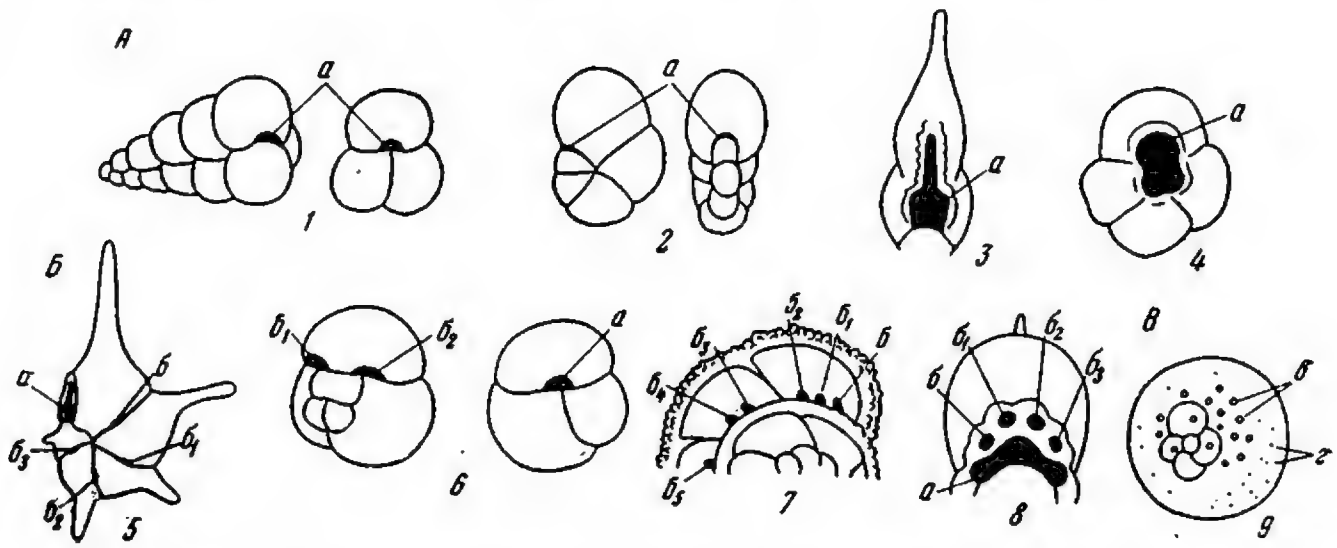
(базальное устье) [1]. У некоторых специализированных видов, обладающих раковиной спирально-трохоидного типа из родов *Globigerina* и *Globorotalia* (например, у *Globigerina apertura* Cushman, *Truncorotalia aragonensis* (Nuttall), устье последней камеры открывается в пупок (пупочное

[1] Равнозначный термин Н. Н. Субботиной «краевое устье» менее удачен, так как название «краевой» вызывает представление о наружном крае.

устье), при этом обычно устья всех камер сливаются между собой, образуя одно зияющее устьевое отверстие.

Множественные устья. Кроме главного устья, у некоторых специализированных видов различных родов и видов планктонных фораминифер всех типов строения присутствуют дополнительные устья.

Дополнительные устья обычно присутствуют у раковин рода *Globigerinoides*. Они имеют полулунную или полукруглую форму и расположены чаще всего вдоль спирального шва в месте пересечения его с септальными швами. Эти устья могут быть названы шовно-узловыми.



Фиг. 3. Типы устьев у планктонных фораминифер палеогена.

А — одноустьевые раковины; *Б* — многоустьевые раковины; *В* — безустьевые раковины *1* — полулунное базальное устье у *Gümbelitria* sp.; 2— щелевидное базальное устье у *Globigerinella voluta* (White); *3* — трехлопастное базальное устье у *Hantkenina* sp.; *4* —пупочное зияющее устье у *Globigerina apertura* Cushman; *5—7* — шовные устья: *5* — у *Hantkenina alabamensis* Cushman; *6* — у *Globigerinoides conglobatus* (H. B. Brady); *7* — у *Truncorotalia aragonensis* (Nuttall) var. *caucasica* (Glaessner); *8* — септальное устье у *Crybrohantkenina bermudezi* Thalmann; *9* — крупные поры у *Orbulina* sp. *а* — главное устье; *б*, $б_1$, $б_2$... — дополнительные устья; *в* — крупные поры; *г* — мелкие поры.

Мелкие шовно-узловые дополнительные устья нередко встречаются у верхнетретичных и современных представителей рода *Globigerina*, например у *G. triloba* Reuss (Reuss, 1850, стр. 374), *G. cyclostomata* Galloway et Wissler (Galloway et Wissler, 1927, стр. 42), *G. sacculifera* H. B. Brady (Brady, 1884, стр. 604). Они наблюдались мною и у палеогеновых глобигерин, например у *Globigerina bulloides* Orb. из олигоценовых отложений Поволжья. Однако раковины с дополнительными устьями здесь встречаются не как правило, а скорее как исключение, вместе с раковинами того же вида без дополнительных устьев.

У специализированных представителей родов *Acarinina* и *Truncorotalia* — *A. pentacamerata* Subb. и *T. aragonensis* (Nuttall) var. *caucasica* (*Glaessner*) из среднего эоцена Арало-Каспийской впадины мною наблюдались мелкие шовные дополнительные устья на спиральной стороне раковины в камерах последнего оборота вдоль спирального шва, обычно по 2—3 устья в основании каждой камеры (фиг. 3).

У наиболее специализированных верхнеэоценовых представителей рода *Crybrohantkenina* также развиты дополнительные ситовидные септальные устья в виде крупных круглых пор, расположенных посредине устьевой поверхности вокруг главного лопастного базального устья; количество их варьирует от 3 до 5.

Дополнительные устья иного типа недавно были обнаружены мною у представителя рода *Hantkenina* — *H. alabamensis* Cushman из верхнеэоценовых отложений западного Крыма. У некоторых наиболее крупных раковин наблюдались маленькие щелевидные дополнительные устья, рас-

положенные на одной из боковых сторон раковины вдоль септальных швов. По своей форме и расположению эти дополнительные устья очень напоминают шовные устья *Rotalipora* Brotzen, 1942. Шовные дополнительные устья ганткенин и роталипор открыты в сторону, обратную направлению роста раковины, в то время как главное устье открыто в сторону роста. Наличие дополнительных шовных устьев у двух таких далеких по происхождению представителей планктонных фораминифер, как ганткенины и роталипоры, может быть объяснено только конвергенцией.

Наиболее древний тип строения устья — простое единичное базальное устье. Такой тип устья сохраняется на всем протяжении развития планктонных фораминифер с раковиной спирально-винтового типа и на ранних стадиях развития фораминифер спирально-трохоидного и ложно-плоскоспирального типа строения.

Следующей ступенью в ходе эволюции этого признака является образование пупочного устья у глобигерин и глобороталий, и наконец, еще более высокая степень приспособления организма к планктонному образу жизни отмечена образованием множественных устьев.

Увеличение размеров устья, образование зияющего пупочного устья и появление дополнительных устьев у ганткенин и роталипор в ходе их развития является, по-видимому, приспособлениями животного к внераковинному способу питания, позволяя ему высовывать наружу более крупные участки протоплазмы через пупочное устье или крупные пучки псевдоподий через дополнительные устья [1]. Возможно, что эти же приспособления способствовали произвольным движениям протоплазматического тела животного. Освобождая от протоплазмы внутренние обороты, хорошо защищенные от проникновения воды толстой стенкой, животное получало возможность вертикальных перемещений в толще воды. Предположение Н. Н. Субботиной (1953) о том, что такую функцию могли выполнять последние «газовые камеры», как указывалось выше, вряд ли верно. Пористость стенки последних делает мало вероятной выполнение этой функции.

Большая часть типов устьев современных планктонных фораминифер известна с мела. Исключение представляет своеобразный тип строения главного лопастного устья у рода *Hantkenina* и ситовидных добавочных устьев у того же рода, которые неизвестны ни у меловых, ни у современных форм планктона.

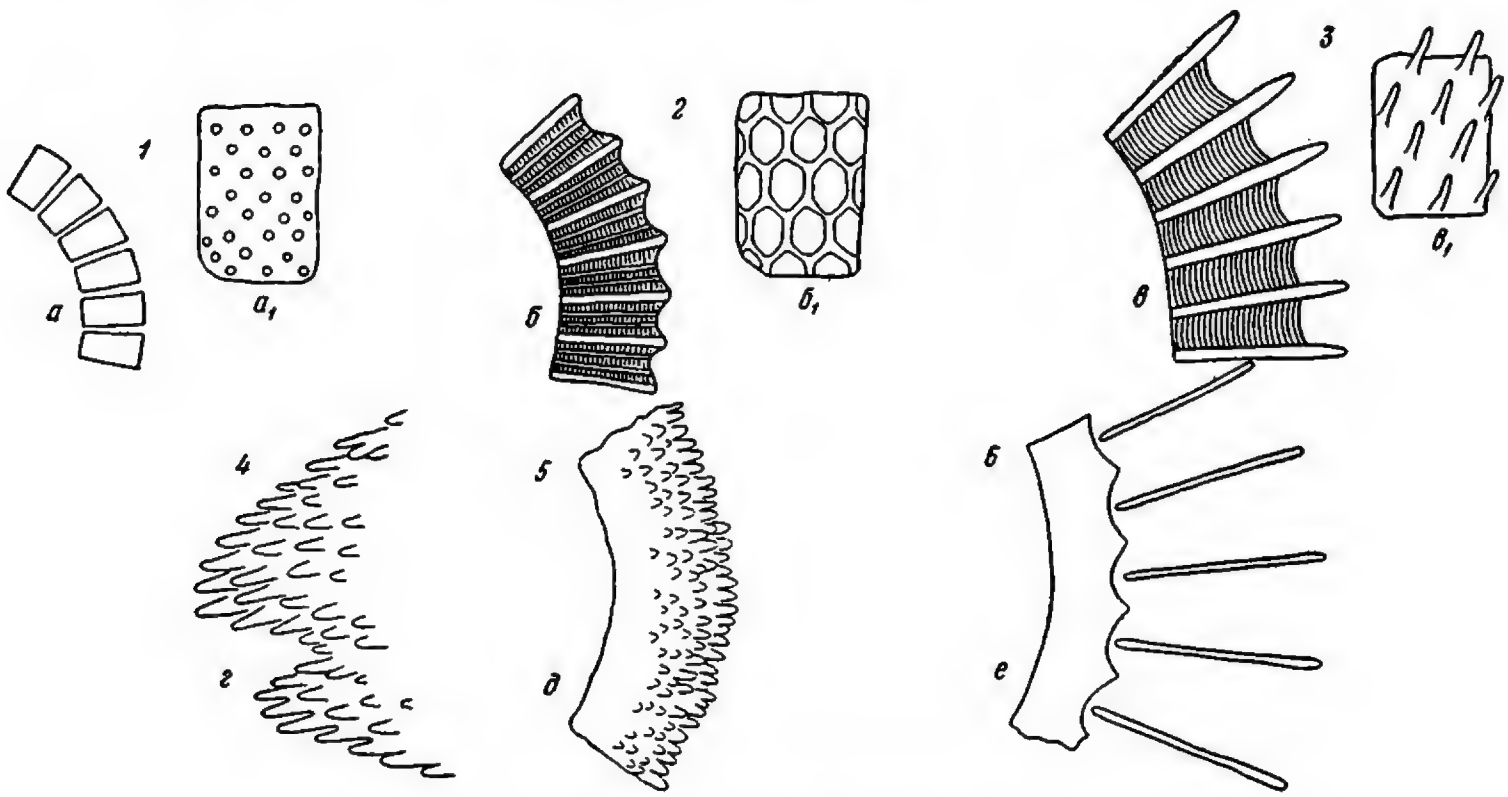
Таксономическое значение представляет собой факт наличия устья или его отсутствие. Присутствие множественных устьев на поздних стадиях индивидуального развития наряду с другими признаками может иметь значение родового признака (например, для *Globigerinoides*). Наличие дополнительных септальных устьев у *Hantkenina* — видовой признак. Присутствие дополнительных шовных устьев у *Hantkenina alabamensis* Cushman — результат возрастной изменчивости. Таким образом, признак устья у планктонных фораминифер не всегда обладет таксономическим значением высокого ранга.

Структура и скульптура стенки

Все планктонные фораминиферы обладают известковой пористой стенкой раковины. Поры служат для сообщения мягкого протоплазматического тела животного с наружной средой. Через них выходят тонкие нитевидные псевдоподии, которые служат для внераковинного питания.

[1] Такое объяснение высказывалось ранее Н. Н. Субботиной (1953).

Псевдоподии играют, по-видимому, также важную роль в выработке наружных структурных образований стенки, носящих название скульптуры. Как показало изучение шлифов планктонных фораминифер палеогена, скульптура последних отнюдь не представляет собой только внешние известковые придатки или украшения. Скульптура обычно связана с внутренними структурными особенностями стенки, представляя собой вторичный признак, всегда зависящий от первичного признака — структуры стенки.



Фиг. 4. Строение и скульптура стенки планктонных фораминифер палеогена.

1 — гладкая; *2* — ячеистая; *3* — равномерно шиповатая; *4* — дифференцированно шиповатая; *5* — килеватая; *6* — с иглами; *а, б, в* — вид стенки раковин в шлифе: $а_1$, $б_1$, $в_1$ — наружный вид стенки сверху; *г, д, е* — наружный вид стенки в профиль.

По своим структурным и скульптурным особенностям стенка палеогеновых фораминифер бывает трех типов: 1) гладкая, 2) столбчато-ячеистая, 3) столбчато-шиповатая (фиг. 4). Среди наиболее высоко специализированных представителей верхнемеловых гюмбелинид известен еще четвертый морфологический тип стенки — ребристая стенка (у *Gümbelina striata* (Ehrenb.) и *Pseudotextularia varians* Glaessner).

Гладкая стенка. Гладкая стенка обычно бывает тонкой (около 5 μ, редко больше), часто прозрачной или полупрозрачной, мелко- или среднепористой с диаметром пор в 1—2 μ. Внутренняя и наружная поверхности ее параллельны. Этот тип стенки наблюдается у ранних примитивных представителей всех трех типов строения раковин. Он встречается у многих палеогеновых родов, подродов и видов, например у рода *Planorotalita,* у вида *Grobigerina compressa* Plummer, у палеогеновых представителей родов *Gümbelina* и *Gümbelitria,* у некоторых верхнеэоценовых акаринин, например у *Acarinina centralis* (Cushman et Bermudez). Таким образом, гладкая стенка свойственна ранним стадиям развития всех планктонных фораминифер и, кроме того, иногда появляется у некоторых групп планктонных фораминифер на поздней стадии их развития.

Столбчато-ячеистая стенка. Этот тип стенки характеризуется относительно большей толщиной (10—20 μ) по сравнению с гладкой стенкой. В разрезе шлифа и разломах стенки видны тонкие радиальные

столбики. Пространства между столбиками заполнены тонкими, неплотно прилегающими друг к другу пластинками, или волокнами, расположенными концентрически и слегка вогнутыми во внутрь посередине (фиг. 4*б*). Столбики представляют собой внутренние опорные элементы стенки. Чтобы стенка раковин не была слишком тяжелой, ее конструкция облегчена этой системой столбиков и концентрических пластинок. Последние пронизаны порами. Это приспособление обеспечивает прочность стенки раковины, не снижая ее флотационных качеств. Внутренняя поверхность стенки гладкая, наружная ячеистая («сетчатая»). Форма ячей бывает округлой или многогранной, обычно пяти- или шестигранной. Диаметр ячей варьирует у разных видов и, кроме того, подвержен внутривидовой изменчивости. По этому признаку столбчато-ячеистая стенка может быть подразделена на мелко-, средне и крупноячеистую. Мелкоячеистая стенка обладает диаметром ячей до 0,5 μ; ячеи видны в виде мелких точек при увеличении в 50 раз. Среднеячеистая стенка характеризуется диаметром ячей от 0,5 до 5 μ; ячеи различимы в виде мелких точек уже при увеличении в 30 раз. Крупноячеистая стенка состоит из ячей с диаметром, варьирующим от 5 до 15 μ. Ячеи слабо различимы при увеличении в 20 раз. Как это установлено на раковинах современных фораминифер, ячеи служат для прикрепления тонких и длинных игол, отпадающих после смерти животного (фиг. 4*е*).

Столбчато-ячеистая стенка представляет собой тип стенки, более приспособленной к планктонному образу жизни, чем гладкая стенка. Этот тип характерен для высокоорганизованных верхнемеловых, третичных и современных представителей *Globigerina*.

С т о л б ч а т о - ш и п о в а т а я с т е н к а. Наиболее специализированным типом стенки является столбчато-шиповатая стенка. Этот тип стенки достигает наибольшей толщины до 50 μ у одного из самых крупных представителей глобороталиид — *Truncorotalia aragonensis* (Nuttall). Внутреннее строение столбчато-ячеистой стенки близко к строению стенки столбчато-шиповатого типа, однако элементы ее (столбики, пластинки) значительно грубее, а поверхность снабжена различными дополнительными образованиями: шипами, килями и пупочными наростами. Отличительной особенностью этого типа строения стенки является толщина ее и то, что внутренние опорные элементы стенки — столбики выступают снаружи в виде шипов.

Образование столбиков и шипов обязано, так же как и формирование стенки, выделению скелетного вещества внутрираковинной протоплазмой. При этом рост их происходит, по-видимому, как изнутри, в результате отложения извести внутрираковинной протоплазмой, так и снаружи, путем отложения скелетного материала внераковинной протоплазмой.

Не следует путать шипы и иглы. Иглы не связаны с внутренней структурой стенки, в то время как шипы представляют собой наружное продолжение внутренних опорных элементов стенки — столбиков и, таким образом, являются конструктивным скульптурным образованием. Несмотря на то, что происхождение игл и шипов различно, функция их одинаковая — повышение флотационной способности раковины путем увеличения ее поверхности. У многих представителей таких высокоспециализированных родов с шиповатой стенкой, как *Globorotalia*, по-видимому, одновременно присутствовали и шипы, и иглы.

Шиповатость стенки бывает двух видов: 1) равномерная (фиг. 4*в*) (крупно-, средне и мелкошиповатая) и 2) неравномерная или дифференцированная (фиг. 4*г*, *д*). В случае неравномерной шиповатости сгущение шипов наблюдается: 1) в области наружного края, 2) на пупочной

стороне, 3) на пупочных концах камер. Шипы в этих местах не только более густо расположены, чем на остальной поверхности раковины, но обычно они здесь и более длинные и толстые (фиг. 4*г*). У некоторых специализированных родов (*Acarinina, Globorotalia*) шипы особенно густо расположены на периферии, где они часто сливаются между собой, образуя к и л ь *(Globorotalia,* фиг. 4*д*). Таким образом, киль глобороталиид совершенно иного происхождения, чем у многих донных представителей фораминифер: кристеллярий, роталиид и др. Функция его у планктонных фораминифер также особая — повышать флотационную способность путем увеличения поверхности раковины. Килеватость раковины развивается параллельно с ее уплощением у *Globorotalia.* Более примитивный тип бескилевых раковин (*Acarinina*) появляется с датского яруса, т. е. раньше появления типа килеватых раковин родов *Globorotalia, Planorotalites* и *Truncorotalia,* которые известны с нижнего палеогена.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В современной систематике как ныне живущих, так и ископаемых организмов их изменчивости уделяется очень большое внимание, так как, во-первых, на изучении изменчивости основано понимание границ и объема видов и других таксономических категорий, а во-вторых, изменчивость является ключом к познанию процесса образования видов и эволюции, т. е. познания конкретного филогенеза любой группы организмов. Таким образом, без учета изменчивости не может быть построена естественная классификация фораминифер, в частности планктонных фораминифер палеогена.

Изучение изменчивости ископаемых планктонных фораминифер затруднено тем обстоятельством, что часто раковины их имеют неодинаковую сохранность и наблюдаемые вариации их морфологии могут быть вторичными. Особенно это относится к изменчивости поверхности и всяких добавочных скульптурных образований, которые могут быть сглажены. Ячеистая или сетчатая поверхность в таких случаях может казаться гладкой, а шипы обломаны или сглажены в процессе окатывания, киль может утратить следы своей шиповатой природы и выглядеть как валик. Естественно, что такие изменения морфологии раковин ничего общего с изменчивостью не имеют. Как избегнуть ошибок при изучении изменчивости и как отличить случайные изменения от истинной изменчивости? Надо иметь в виду, что наиболее полноценный материал по изменчивости фораминифер может быть получен из отложений, образовавшихся в некотором удалении от берегов, так как в мелководных отложениях могут оказаться не только окатанные раковины с измененной поверхностью, захороненные на месте своего обитания, но также раковины более древних слоев, которые могли быть здесь переотложены. Для изучения изменчивости отбирались раковины главным образом из тонкозернистых глинистых или мергелистых отложений открытого моря либо из тонкозернистых разностей отложений прибрежных фаций, отлагавшихся в спокойных водах.

При изучении изменчивости мною применялось четыре способа: последовательного разламывания камер; составления рядов изменчивых форм по тому или иному признаку из раковин одного вида, происходящих из одного и того же образца, взятого на значительном расстоянии от подошвы или кровли пласта; пришлифовки (аншлифы) начальной части раковин; изготовление прозрачных шлифов.

Чаще всего мною применялись второй и третий методы, так как они наиболее удобны и просты. При этом обычно для контроля использовался метод последовательного разламывания камер, особенно надежный при изучении индивидуальной изменчивости и онтогенеза.

У планктонных фораминифер, так же как и у других организмов, наблюдается индивидуальная и групповая изменчивость.

Чередование поколений или генераций

Первоочередной задачей при изучении изменчивости раковин фораминифер является установление их принадлежности к микро- и мегасферическому поколению (генерации), так как амплитуда морфологических отличий, сопровождающая жизненный цикл, является одним из наиболее нужных признаков при определении видов и изучении их эволюции. Для большинства представителей сем. *Gümbelinidae* и рода *Globigerina* определение принадлежности к той или иной генерации не составляет большого труда, так как строение начальной части их раковин достаточно отчетливо видно снаружи.

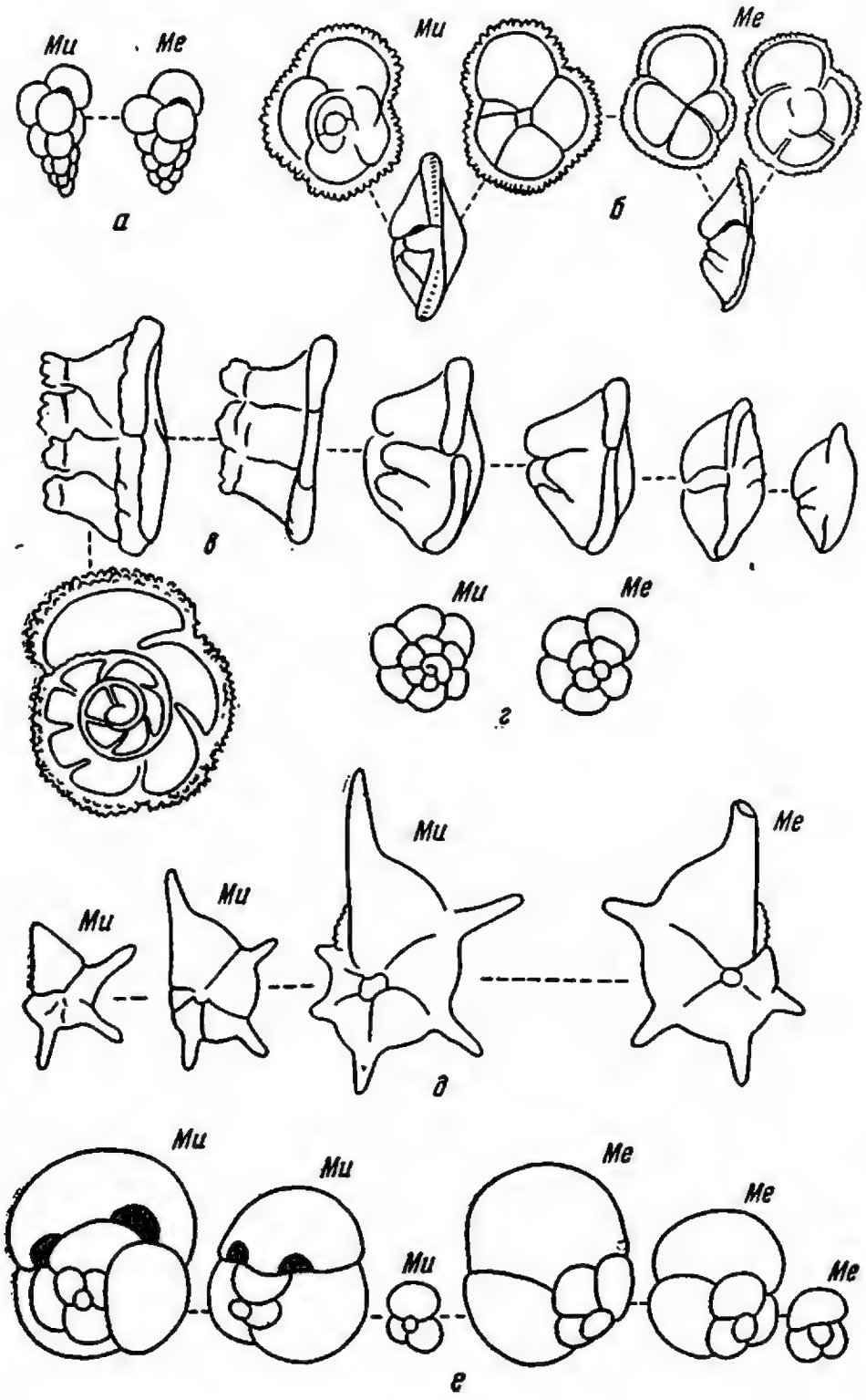
У гюмбелинид микросферические особи обладают, помимо маленьких размеров начальной камеры, широкой многокамерной раковиной с очень узким заостренным начальным концом, большим количеством камер в ряду и характеризуются более быстрым их ростом (фиг. 5*а*). Мегасферические особи, помимо крупной начальной камеры, отличаются более узкой формой раковины, относительно небольшим количеством камер и притупленным начальным концом. Такое соотношение формы раковин микро- и мегасферических особей наблюдалось у многих видов *Gümbelina.*

У глобигерин раковины микросферической генерации характеризуются более высокой спиралью, более низкими оборотами и большим их числом; общее число составляющих их камер относительно больше, чем у мегасферических особей. Раковины мегасферической генерации обладают относительно более низкой спиралью, меньшим количеством оборотов и камер и более крупными размерами последних. Хорошей иллюстрацией изменчивости, связанной с чередованием поколений у глобигерин, может служить изменчивость *Globigerina subsphaerica* Subb. (фиг. 5*г*).

Гораздо труднее определить принадлежность к микро- или мегасферической генерации раковин скрытоспирального типа строения, а также большинства раковин глобороталиид. У глобигеринелл, ганткенин, эогастигеринелл и глобигериноидесов ранние обороты не видны, так как они целиком или почти целиком объемлются последним оборотом, а у представителей рода *Orbulina* их полностью объемлет последняя камера. Чтобы изучить строение внутренних оборотов, необходимо либо разломать наружный оборот или наружную камеру, мешающую наблюдению, либо изготовить полный аншлиф. У глобороталий, несмотря на эволютное строение спиральной стороны, стенка часто настолько толста и так густо покрыта наружными скульптурными образованиями, что границы камер раннего оборота бывают очень неясными. В этих случаях необходима небольшая пришлифовка, вскрывающая начальную камеру.

Большая изменчивость признаков наблюдалась у родов *Globorotalia* и *Globigerina.* В результате изучения изменчивости раковин *Globorotalia crassata* Cushman наблюдались в связи с чередованием поколений следующие закономерности: 1) раковины мегасферического поколения более плоские, чем микросферического, за счет формы спиральной стороны, плоской в первом случае и конической во втором; 2) высота оборотов мегасферических раковин превышает высоту оборотов микросферических

раковин; 3) количество оборотов микросферической генерации больше (3 оборота), чем у мегасферической (2—2$^1/_2$); 4) количество камер в обороте, как правило, несколько больше у раковин микросферической генерации (4$^1/_2$—5 камер, в то время как у мегасферической их только 4); 5) размеры камер более мелкие у мегасферической генерации (фиг. 5*б*).



Фиг. 5. Изменчивость некоторых видов планктонных фораминифер.

а — Gumbelina sp.; *б — Globorotalia crassata* Gushman; *в — Trucorotalia aragonensis* (Nuttall); *г — Globigerina subsphaerica* Subbotina; *д — Hantkenina alabamensis* Cushman; *е — Globigerinoides conglobatus* H. B. Brady; *ми* — микросферическая генерация; *ме*—мегасферическая генерация.

Такая же изменчивость признаков наблюдалась у раковин микро- и мегасферической генераций *Globigerina subsphaerica* Subb. (фиг. 5*г*) за исключением морфологических различий, обусловленных принадлежностью к разным родам. В частности, у этого вида форма спиральной стороны выпуклая у раковин обеих генераций. Форма ее у мегасферической генера-

ции полушаровидная, а у микросферической — приближается к конической.

У представителей *Globigerinella* наблюдалась небольшая амплитуда изменчивости признаков у особей разных генераций. Изменялись число оборотов и скорость роста камер.

Известные мне представители *Hantkenina* обнаруживают очень большую изменчивость признаков в связи с принадлежностью к разным генерациям (фиг. 5*д*). Изменчивость *Hantkenina liebusi* Schokhina изучала В. А. Шохина (1937), однако она не проанализировала причин этой изменчивости; не выяснено, чем последняя вызвана. Изменчивость этого вида объясняется принадлежностью к разным поколениям и возрастными различиями или представляет собой случайные уклонения. Представители микросферической генерации характеризуются дифференциацией сторон, одна из которых не вполне инволютна, большим количеством камер в обороте (5 — на ранней стадии роста, 6—7 — на поздней), и быстрым возрастанием камер в высоту (Шохина, 1937, рис. 1—5, 6—10, 17, 32). Раковины мегасферической генерации обычно почти полностью инволютны и отличаются меньшим количеством камер в обороте (4—5 — на ранней стадии, 5 — на поздней); рост камер более медленный и постепенный (там же, рис. 11—15, 16, 18, 19, 20—25, 26—31, 33—45).

Возрастная изменчивость

Наличие у фораминифер чередования поколений сказывается резкими отличиями в морфологии раковин, принадлежащих к разным генерациям, уже на ранних стадиях роста. Поэтому возрастная изменчивость планктонных фораминифер нами изучалась в пределах каждой генерации от ранней юношеской стадии до взрослой, а в некоторых случаях — до старческой стадии. К тому же и характер возрастной изменчивости иногда может быть и видовым признаком.

Исследования велись путем непосредственного наблюдения и посредством микрофотографирования. Результаты исследования дали однозначный ответ на основной вопрос о том, какие признаки подвержены возрастной изменчивости. Прежде всего у обоих генераций разных родов изменяются абсолютные размеры раковин, высота оборотов, размеры камер и толщина стенки, причем наблюдается корреляция этих признаков, т. е. крупные, зрелые особи обладают более высокими оборотами, толщина стенки которых также увеличивается по мере роста. Возрастные изменения хорошо прослеживаются у всех изученных видов. На фиг. 5 изображена возрастная изменчивость *Globigerina inconstans* Subb., *Globigerinoides rubriformis* Subb., *Truncorotalia aragonensis* (Nuttall) и *Tr. aragonensis* var. *caucasica* (Glaessner).

Юношеские стадии микросферических генераций многих видов планктонных фораминифер имеют иное, более примитивное строение, чем взрослые, повторяя взрослую стадию предкового вида. Хороший пример повторения предковых признаков в ходе онтогенетического развития представляет индивидуальное развитие *Truncorotalia aragonensis* (Nuttall). Молодь этого среднеэоценового вида не отличима от взрослых раковин предкового нижнеэоценового вида *Globorotalia lensiformis* Subb. Эти виды можно различать, только сравнивая поздние стадии роста.

Такие же отношения существуют между разновидностями *Truncorotalia aragonensis* var. *aragonensis* (Nuttall) var. *caucasica* (Glaessner), появляющейся в конце существования вида. Молодые особи их неразличи-

мы между собой. Только изучение взрослых, вполне развитых раковин *Truncorotalia aragonensis* var. *caucasica* (Glaessner) указывает на то, что эта разновидность представляет собой более высокую ступень эволюции, чем арагонская разновидность. На это указывают более крупные размеры раковин, большее количество оборотов (3 оборота вместо $2—2^1/_2$) и камер в обороте (6—8 камер вместо 5), более широкий зияющий пупок и более сильно развитые скульптурные образования — киль, пупочные утолщения камер (фиг. 5*в*).

Случайные индивидуальные уклонения, вызванные иными причинами

Кроме описанных типов изменчивости, у планктонных фораминифер встречаются случайные уклонения, вызванные различными причинами, которые не всегда удается объяснить. Наиболее часты случаи аномалии роста последней одной или двух камер, которая бывает меньше предшествующих камер, а также некоторые другие аномалии роста: двойники и прочие случаи уродства.

Палеогеографическая изменчивость

Палеогеографическая изменчивость представляет собой наиболее важный для понимания процессов видообразования и эволюции тип изменчивости. К сожалению, он является в настоящее время наименее изученным. Остановлюсь кратко лишь на основных выводах моих наблюдений над географической изменчивостью палеогенового планктона.

Географической изменчивости подвержены абсолютные размеры раковин. Как я имела возможность наблюдать на обрабатывавшемся мною материале дрейфа ледокольного парохода «Седов» в 1939 г., средние размеры арктических глобигеринид значительно, в 3—4 раза, мельче размеров глобигеринид тропических областей (судя по существующим в литературе описаниям последних).

Географической изменчивостью объясняется такая же большая разница, существующая в абсолютных размерах фораминифер северных, платформенных частей палеогенового бассейна и фораминифер южной, средиземноморской области. Примером может служить изменение размеров раковин *Globigerina bulloides* Orb. из той и другой области. Особи из средиземноморской области значительно крупнее.

В слабой степени географической изменчивости подвержены пропорции раковин, которые поэтому можно считать более важным диагностическим признаком, чем абсолютные размеры. У некоторых видов наблюдаются небольшие вариации в соотношении диаметра и высоты раковин. Например, средиземноморские особи *Truncorotalia aragonensis* (Nuttall) несколько более плоские и низкие, чем особи из платформенной области.

Географической изменчивости подвержены форма, размеры и густота скульптурных образований (шипов, игол, ячей). Скульптура, как правило, более сильно выражена у раковин одной и той же таксономической группы, происходящей из средиземноморской области. Примером могут служить многие представители *Globorotalia*.

Причина этого явления — в адаптации раковин к разным температурным условиям. Для парения более крупных раковин в менее вязких, теплых водах субтропического пояса требуется бóльшая поверхность раковины. Поэтому в этих водах и получили широкое распространение более сильно скульптурированные раковины.

Одним из наиболее широко распространенных видов палеогеографи-

ческой изменчивости является экологическая изменчивость, представляющая собой вариации размеров и формы раковин, вызванные принадлежностью к разным палеоэкологическим обстановкам.

Явлением экологической изменчивости объясняются частые у планктонных фораминифер случаи карликовости. Карликовые формы раковин обычно встречаются у всех или у большинства видов и особей планктонных фораминифер данного биотопа или слоя. В литературе описаны случаи распространения карликовых фораминифер в нижнем палеоцене района Анапы (Субботина, 1950) и в хадумском горизонте Северного Кавказа (Субботина, 1938, 1949).

По моим наблюдениям, карликовые комплексы планктонных фораминифер особенно часто встречаются в нижнем эоцене и низах верхнего эоцена (горизонт с *Lyrolepis caucasica* Roman.), где они приурочены к отдельным прослоям, чередующимся со слоями, которые содержат раковины тех же видов нормальных размеров.

Сравнивая амплитуду изменчивости разных групп планктонных фораминифер палеогена, можно заметить, что среди них наиболее изменчивы глобигериниды. Значительная изменчивость наблюдалась у ганткенинид и глобороталиид, особенно у более ранних представителей этих родов. Наименьшая амплитуда изменчивости — у гюмбелинид и глобигеринелл. Эти наблюдения служат доказательством того, что, во-первых, древние слабо адаптированные роды, состоящие из небольшого количества видов (*Gümbelina, Gümbelitria*), менее изменчивы (пластичны), чем древние роды, состоящие из большого числа видов и отличающиеся широким географическим распространением (*Globigerina*); во-вторых, что очень адаптированные, высокоспециализированные виды родов *Globorotalia* и *Truncorotalina* менее изменчивы, чем виды тех же родов, менее высоко специализированные, стоящие на более низкой ступени развития (например, *Acarinina angulata* (White) более изменчивый вид, чем *Truncorotalia aragonensis* (Nuttall); в третьих, менее адаптированные древние роды (*Acarinina*) более изменчивы, чем более адаптированные роды (*Truncorotalia*).

РАЗВИТИЕ И СИСТЕМАТИКА

Изучение морфологии, изменчивости и стратиграфической последовательности появления различных морфологических типов раковин планктонных фораминифер позволило выделить их в особое надсемейство Globigerinidea (Морозова, 1957). В составе этого надсем. по важнейшему таксономическому признаку — типу строения раковин — отчетливо выделяется 3 основных морфологических типа, каждый из которых соответствует семейству или группе семейств: 1) спирально-трохоидный тип Globigerinidae Carpenter, 1868; Globorotaliidae Cushman, 1928; Globotruncanidae Morozova, 1952), 2) ложно-плоскоспиральный тип (Hantkeninidae Cushman, 1928), 3) спирально-винтовой тип (Gümbelinidae Cushman, 1933).

Выделение надсем. Globigerinidea вызвано следующими данными: во-первых, ранним обособлением корня всех планктонных фораминифер, объединяемых этими семействами, от бентосных и самостоятельным эволюционным развитием этой группы в течение почти всей мезозойской и всей кайнозойской эр [1]; во-вторых, тесными филогенетическими взаимоотношениями между тремя основными группами семейств и их

[1] Вопрос о взаимоотношениях между планктонными фораминиферами мезо- и кайнозоя с возможными представителями планктона палеозоя остается еще недостаточно изученным.

представителями внутри семейств, выражающимися в сходном развитии морфологических признаков в направлении приспособления к планктонному образу жизни (уплощенная или шарообразная форма раковин, ячеистая, шиповатая или килеватая стенка, широкий пупок, зияющее устье и т. д.) и частых случаях параллельности развития многих признаков, которое также в некоторых случаях служит доказательством родства; в-третьих, общими особенностями развития всего надсемейства, например уплощение раковин Globorotaliidae, Hantkeninidae и Gümbelinidae или образование субсферических форм на поздних стадиях роста у Globigerinidae, Hantkeninidae и Globotruncanidae. В то же время происхождение планктонных фораминифер от роталиидей остается недоказанным, и таким образом оставлять их в составе надсем. Rotaliidae, как предложил М. Глесснер (Glaessner, 1945), нет достаточных оснований.

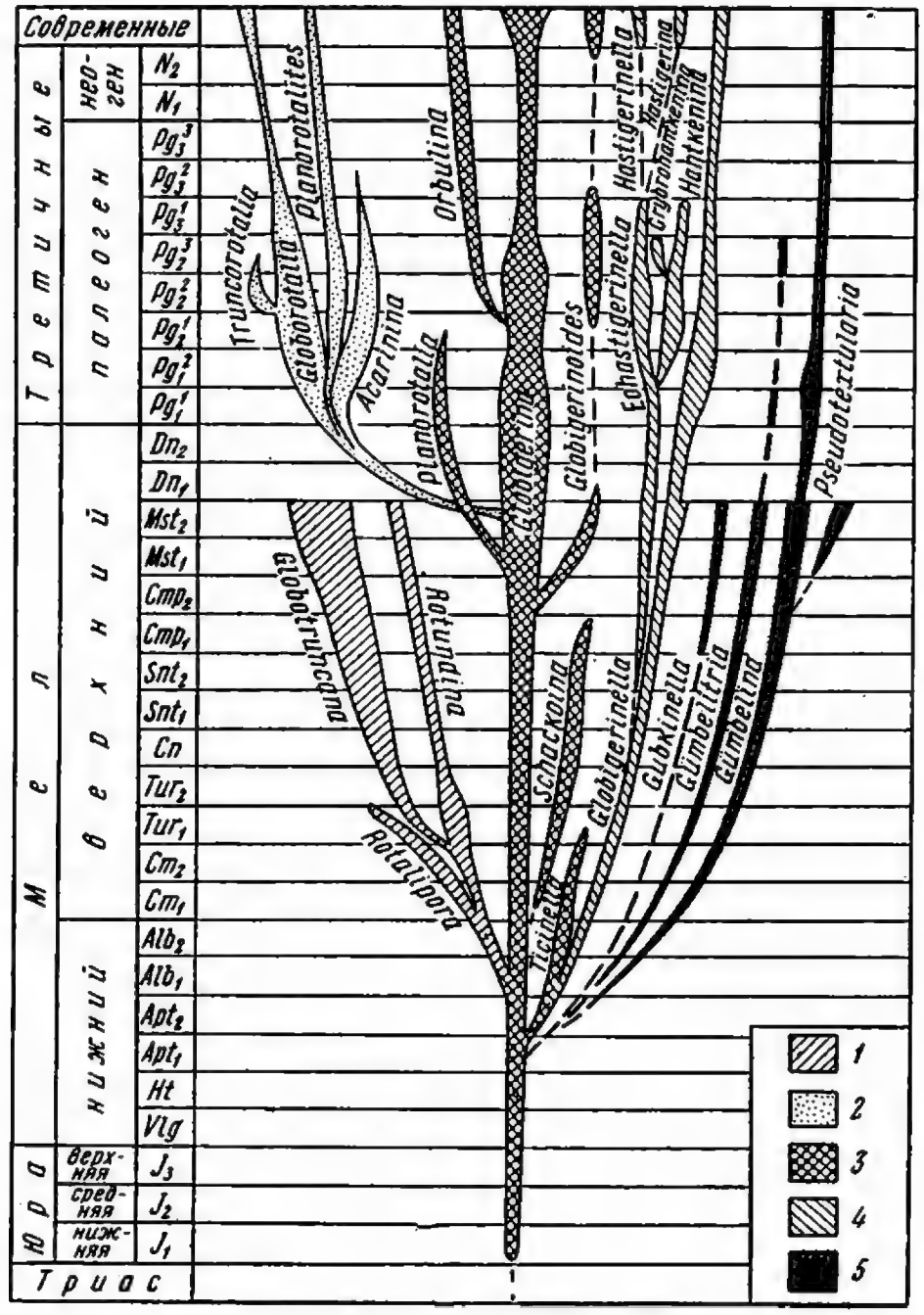
В состав надсем. Globigerinidea, как уже было указано выше, входит 5 семейств: Globigerinidae, Hantkeninidae, Globotruncanidae, Globorotaliidae и Gümbelinidae. Из них наиболее древнее семейство — Globigerinidae, представители которого встречаются с юры. Примитивные представители этого семейства в разное время геологической истории мезо- и кайнозоя дали начало четырем остальным семействам. Гюмбелиниды появились в нижнем мелу. Глоботрунканиды существовали с верхов нижнего мела до кровли маастрихтского яруса верхнего мела. Глобороталииды образуют особую ветвь в развитии планктонных фораминифер, обособившуюся на границе мела и палеогена. У отдельных представителей глобороталиид наблюдается параллельное развитие признаков с более древним семейством Globotruncanidae. Гантkенииды представляют собой древнюю ветвь, отделившуюся от глобигеринид в нижнем мелу. В палеогене от нее отделилась небольшая, но очень специализированная ветвь, объединяющая представителей родов *Hantkenina* и *Crybrohantkenina,* которая быстро развивалась, существовала сравнительно недолгое время и была вытеснена менее специализированными представителями других групп планктонных фораминифер.

Такова вкратце общая история развития планктонных фораминифер, так как она представляется в свете современных данных по их морфологическим особенностям и распределению в мезо- и кайнозойских отложениях (фиг. 6).

Как указывалось выше, наиболее древнее семейство планктонных фораминифер — это сем. Globigerinidae, которое в развитии данной группы фораминифер занимает особое, исключительно важное место. Несмотря на большую древность, многие роды этого семейства не утратили своей пластичности на протяжении всей мезозойской и кайнозойской эр. К числу наиболее пластичных родов принадлежит типичный .род сем. Globigerinidae и подсем. Globigerininae — *Globigerina.*

Globigerina является типичным политипическим родом, родом-космополитом со всесветным распространением. Наряду с представителями, обладающими чертами примитивного строения (гладкая стенка, базальное устье), существуют более высоко специализированные виды с ячеистой стенкой, широким пупком и зияющим устьевым отверстием. Таким образом, этот род обладает широкой адаптацией. В верхнем мелу от этого рода отщепился род *Globigerinoides* спирально-трохоидного строения, отличающийся шарообразной раковиной и множественными устьями. В эоцене появился род *Orbulina.* К этому семейству следует отнести, по-видимому, также *Planorotalia,* обладающего гладкой стенкой, представители которого, например *Planorotalia membranacea* (Ehrenberg), с трудом могут быть отличены от гладкостенных *Globigerina compressa*

Plummer. Представители *Planorotalia*, появившегося в верхнем мелу, некоторыми исследователями неправильно отнесены к роду *Globorotalia* (Субботина, 1947, 1953) или *Globorotalites* Brotzen, 1948. Специализированным родом этого семейства является, возможно, также *Shakoina*, распространенный от сеномана до сенона. Наличие шиповидных отростков у раковин этого рода послужило основанием для Д. Кешмэна (Cushman, 1928) поместить его вместе с *Hantkenina* в одно семейство Hantkeninidae.



Фиг. 6. Схема предполагаемых филогенетических взаимоотношений между семействами и родами надсемейства Globigerinidea.

1 — сем. Globotruncanidae; *2*—сем. Globorotaliidae; *3* —сем. Globigerinidae; *4* — сем. Hantkeninidae; *5* — сем. Gümbelinidae.

Однако наличие переходных видов из рода *Eohastigerinella* связывает *Hantkenina* непосредственно с *Globigerina*. В то же время отсутствие переходных форм между *Schakoina* и *Hantkenina* и разделяющий их большой стратиграфический интервал не позволяют считать первый род предком второго. Наконец, к данному семейству относится *Ticinella*, существовавший с нижнего мела до сенона. Несмотря на некоторую специализацию, выразившуюся в уплощении раковины и появлении зияющего устья, этот род не следует относить ни к сем. Globorotaliidae, как это

сделано Н. Н. Субботиной (1953), ни к сем. Globotruncanidae, так как и по морфологическим особенностям, и по своему стратиграфическому распространению он тесно связан с описываемым семейством. Все перечисленные роды образуют обособленную группу форм, связанных морфологическим сходством основного признака — типа строения раковин и стенки, а также общностью происхождения и, на основании этого, могут считаться особым семейством Globigerinidae.

От *Globigerina* в разные периоды геологической истории произошли другие морфологические типы. На границе нижнего мела с верхним появились спирально-винтовые гладкостенные раковины, образующие обособленную группу форм. Все представители этой группы характеризуются, помимо одинакового типа строения раковин, гладкой тонкой стенкой, тонкоребристой у некоторых специализированных сенонских представителей родов *Gümbelina* и *Pseudotextularia*. Эта группа форм образует сем. Gümbelinidae, представленное четырьмя родами: *Gubkinella, Gümbelitria, Gümbelina* и *Pseudotextularia*. Все роды, за исключением последнего, обладают примитивными чертами строения. *Pseudotextularia*, наиболее высоко специализированный представитель этого семейства, появляется в верхах верхнего мела, где совместно с ним существует наибольшее количество видов других родов этого семейства. Отдельные особи здесь достигают максимальных размеров и носят черты специализации (ребристость, множественные устья). Начиная с палеогена, число родов и видов сокращается. Все гюмбелиниды имеют мелкие размеры. Таким образом, свой расцвет сем. Gümbelinidae, по-видимому, пережило в верхнем мелу.

В нижнемеловое время непосредственно от *Globigerina* или от ранних промежуточных форм *Ticinella* обособилась другая морфологическая группа — группа ложно-плоскоспирального типа строения. Наиболее примитивный представитель этой группы — *Globigerinella* с гладкой тонкой стенкой. В нижнем палеоцене от него отделился *Eohastigerinella*, отличающийся плоской раковиной с признаками специализации к планктонному образу жизни, что выражается в образовании очень высоких, узких камер с иглами на наружных концах. В современных отложениях линия этого развития закончилась образованием раковин с длинными булавовидными камерами, расположенными по сферической поверхности (*Hastigerinella*).

Параллельно с этой линией развития в эоцене отщепилась группа плоских форм с шиповидными окончаниями камер (*Hantkenina*). Полые шиповидные отростки служили для ганткенин, так же как удлиненные камеры с иглами для группы эогастигеринелл и гастигеринелл, приспособлением, увеличивающим поверхность раковины, и способствовали повышению пловучести. Конечная стадия этой линии развития характеризовалась появлением субсферических форм (*Crybrohantkenina*).

Особую линию развития представляют собой современные компактно расположенные раковины рода *Hastigerina*. Помимо формы раковины, приближающейся к шарообразной, приспособление этого рода к планктонному образу жизни выразилось в образовании тонких, коротких пластинок, расположенных кучно на спинной стороне раковины. Происхождение этого рода остается невыясненным. По форме раковин он напоминает поздних ганткенин с редуцированным шипом, но вполне возможно, что это сходство объясняется конвергенцией, так как маловероятно, чтобы такая специализированная группа произошла от другой не менее специализированной группы, при этом специализация их совершенно различна (шиповидные камеры у ганткенин и пластинки у гастигерин). Наиболее

вероятно предположение о том, что гастигерины произошли от эогастигерин.

Морфологическая обособленность планктонных фораминифер ложноплоскоспирального типа строения и наличие переходных видов между родами, обладающими этим типом строения, позволяет считать данную группу фораминифер особым семейством. На всю эту группу по правилу приоритета должно быть распространено название той группы, которая впервые была выделена в ее пределах в качестве семейства, т. е. она должна называться сем. Hantkeninidae Cushman, 1928.

Наибольший интерес для нас представляет развитие сем. Globotruncanidae (в составе родов *Rotalipora, Rotundina* и *Globotruncana*) и сем. Globorotaliidae (роды *Globorotalia, Acarinina, Planorotalites* и *Truncorotalia*), так как они дали много хороших зональных руководящих видов. Спирально-трохоидный тип строения представителей обоих семейств и ряд сходных морфологических признаков указывают на родственную связь, существующую между ними и сем. Globigerinidae.

В сем. Globotruncanidae наиболее примитивным родом является *Rotalipora*, появившийся в альбе [1] и характеризующийся однокилевой раковиной с узким пупком и дополнительными шовными устьями.

В сеномане появились первые представители *Rotundina R. stephani* Gandolphi, основным отличием которых от роталипор являлась шиповатость стенки. У поздних ротундин появились двойной киль (*R. ordinaria* Subbotina) и широкий пупок с зияющим устьем.

С нижнего турона от ротундин отщепился род *Globotruncana,* ранние представители которого отличаются уплощенной формой раковин, например *G. linnaeana* (Orb). У поздних глоботрункан, согласно данным М. Глесснера (1937_2), Н. Н. Субботиной (1953) и других исследователей, наблюдается образование субсферической (точнее полусферической) раковины, вследствие увеличения высоты спиральной стороны, как, например, *G. conica* White и *G. contusa* (Cushman), либо образование обратноконической раковины, сопровождающееся редукцией пупочного киля (*Globotruncana stuarti* Lapparent).

В сем. Globorotaliidae наиболее примитивный представитель — род *Acarinina.* Он появляется в датском ярусе (*Acarinina praecursoria* Morozova). Этот род, помимо принадлежности к спирально-трохоидному типу строения раковин, характеризуется дифференцировано-шиповатой стенкой. Представители этого рода занимают промежуточное положение между *Globigerina,* с одной стороны, и *Globorotalia, Truncorotalia* и *Planorotalites* — с другой. От первого рода акаринины отличаются уплощенной спиральной стороной и дифференцированной шиповатостью стенки, а от трех остальных — отсутствием киля и менее резко выраженной дифференциацией сторон. Акаринины дали начало глобороталиям, появившимся с нижнего палеоцена и отличающимся отчетливой килеватостью раковин. Первые акаринины характеризовались большой изменчивостью и пластичностью (например, нижнепалеоценовый вид *Acarinina angulata* (White). Они дали начало тонкостенным мелкошиповатым планороталиям, глобороталиям и грубошиповатым трункороталиям с широким пупком и зияющим устьем.

История развития глобороталиид сопровождалась определенными, последовательными, и коррелятивными изменениями морфологических

---

[1] По неопубликованным данным Х. М. Саидовой, он был обнаружен в апте северного Дагестана.

признаков в сторону все более совершенного приспособления к планктонному образу жизни. В цепи непрерывных изменений происходит количественное возрастание того или иного признака, которое затем переходит в качественное изменение. Прекрасным примером служит образование киля. Тонко- и равномерно-шиповатые глобигерины были родоначальной группой, от которой произошли акаринины, отличающиеся дифференцированной шиповатостью. Дальнейшее сгущение шипов и увеличение их количества на периферии раковины привело к образованию килеватых форм, которые принадлежат к родам *Globorotalia, Truncorotalia* и *Planorotalites,* качественно отличающихся от подрода *Acarinina* и стоящих на более высокой ступени эволюции (фиг. 6).

Развитие глобороталиид, а также других планктонных фораминифер происходило этапами и было вызвано сменой трансгрессий и регрессий, отражавших эвстатические колебания земной коры очень широкой амплитуды, которые происходили в основном в меридиональном направлении. Эти колебания вызвали проникновение в палеогеновые моря, существовавшие на территории Советского Союза, то северных, то южных элементов фауны. Периоды трансгрессий характеризовались резкой сменой состава планктона, исчезновением многих прежних видов и массовым появлением новых видов, чему способствовало, во-первых, появление новых ареалов распространения и, во-вторых, активное расселение видов, возникших в предшествовавшее время в регрессировавшем бассейне в условиях изоляции тех или иных популяций.

Решение вопроса о развитии *Globorotalia* тесно связано с вопросом о взаимоотношениях этого рода с верхнемеловыми родами *Globotruncana* Cushman и *Rotundina* Subbotina. Оба эти рода существовали до конца маастрихта, где отдельные представители их достигли наиболее высокой степени приспособления к планктонному образу жизни, на что указывают: 1) крупные размеры раковины — до 1 мм в диаметре (это самые крупные представители планктонных фораминифер вообще); 2) появление видов с субсферической формой раковин, как, например, *Globotruncana conica* White и *Rotundina trochoides* Orbigny; 3) сильное развитие дополнительных скелетных образований — килей у всех глоботрункан и шипов у обоих родов; 4) развитие широкого пупка и зияющего устья (у обоих родов). Все эти морфологические признаки указывают на то, что оба рода достигли своего расцвета в кампан-маастрихтское время. В конце маастрихта оба рода исчезли и в датском ярусе уже неизвестны.

Д. Кешмэн (Cushman, 1928_2) высказал предположение о том, что глобороталии произошли от глоботрункан, и объединил эти оба рода в одно семейство Globorotaliidae. Другие авторы (Глесснер, 1937_2; Glaessner, 1945; Субботина, 1947, 1953) вслед за Кешмэном также считали глоботрункан родоначальной группой сем. Globoratiliidae.

По Н. Н. Субботиной, образование глобороталий шло путем редукции: от двукилевых глоботрункан путем редукции пупочного киля произошли однокилевые глоботрунканы, а от последних — глобороталии. В частности, родоначальным видом, как она предполагает, была *Globotruncana rosetta* Carsey.

Эта точка зрения неприемлема, так как вид *Globotruncana rosetta* Carsey обладает признаками очень большой специализации к планктонному образу жизни, выражающейся в крупных размерах раковины, сильной уплощенности ее спиральной стороны, широком пупке и зияющем устье. Исходный для глобороталий (по Н. Н. Субботиной) вид *Globoro-*

talia conicotruncata Subbi[1] отличается значительно более мелкими размерами раковин и иными приспособлениями к планктонному образу жизни, выражающимися в дифференцированной шиповатости стенки. Между *Globotruncana rosetta* Carsey и *Globorotalia conicotruncata* Subbotina отсутствуют переходные формы. Структура стенки их разная: у глобороталиид — ячеисто-шиповатая, толстая, у глоботрункан — гладкая. В то же время вид *Globorotalia conicotruncata* Subb. связан очень постепенным переходом с *Acarinina angulata* (White), появляющейся в некоторых разрезах (например, в западном Крыму в разрезе мыса Тарханкут) значительно раньше (нижний палеоцен), чем *Gl. conicotruncata* Subb. (верхний палеоцен). В датском ярусе известен еще более примитивный представитель глобороталиид — *Acarinina praecursoria* Moroz. (Морозова, 1957$_2$), представляющий собой связующее звено между глобороталиидами и глобигеринидами. Таким образом, точка зрения Н. Н. Субботиной, объясняющей образование глобороталий путем упрощения организации скелетных элементов глоботрункан, не обоснована фактическим материалом.

Возможность происхождения глобороталиид от *Planorotalia membranacea* (Ehrenberg) также маловероятна. Этот вид обладает примитивными чертами строения (гладкая стенка без шипов), сближающими его с гладкостенными глобигеринидами, распространенными в отложениях, пограничных между мелом и палеогеном (*Globigerina compressa* Plummer). Угловатость наружного края *Planorotalia membranacea* ничего общего не имеет с килем настоящих глобороталий. Поэтому род *Planorotalia* должен быть оставлен в составе сем. Globigerinidae. Весь фактический материал и литературные данные подтверждают наше предположение, а именно происхождение глобороталиид непосредственно от глобигерин — самого пластичного и космополитичного рода планктонных фораминифер, сумевшего перенести резкое изменение условий существования, которое на границе маастрихтского и датского ярусов вызвало массовую гибель верхнемелового планктона и нектона (Морозова, 1949).

Все эти соображения указывают на то, что верхнемеловые спирально-трохоидные планктонные фораминиферы (*Globotruncana, Rotundina,* а также более древний род *Rotalipora*) представляют собой обособленную морфологическую группу со своим ходом развития, которая образует сем. Globotruncanidae. Таким образом, объем сем. Globorotaliidae должен быть сокращен за счет выделения из него сем. Globotruncanidae в составе родов *Globotruncana, Rotundina* и *Rotalipora.*

Подводя итог изучению морфологии, изменчивости, стратиграфической последовательности появления видов палеогеновых планктонных фораминифер и ревизии их систематики, можно высказать следующие общие положения:

1. Наблюдается значительная изменчивость морфологии раковин планктонных фораминифер, связанная с изменением палеогеографической обстановки. Наряду с мелкими внутривидовыми морфологическими изменениями, вызванными локальной сменой палеогеографических условий, наблюдаются более значительные морфологические изменения, передававшиеся по наследству и служившие основой образования новых видов.

2. Нередко наблюдается изменение комплекса признаков в определенном направлении, объясняющееся адаптацией к планктонному образу жизни. Такое изменение второстепенных признаков, охватывающее небольшие группы видов, существовавших относительно непродолжительный

[1] Этот вид следует относить к роду *Acarinina.*

период времени, позволяет выделять серии и секции видов в составе крупных политипических родов и подродов [1]. Например, по таким признакам среди палеогеновых глобигерин может быть выделено 3 серии: а) серия *Globigerina compressa* Plummer, объединяющая мелких тонкостенных глобигерин с гладкой пористой раковиной; б) серия *Gl. inconstans Subb.*, заключающая глобигерин с многокамерной мелкоячеистой раковиной; в) серия *Gl. bulloides* Orb., состоящая из трех- и четырехкамерных глобигерин со средне- и крупноячеистой стенкой. Эти серии образуют две секции: малокамерных (3—4-камерных) и многокамерных (5—8-камерных) глобигерин. Каждая серия и секция обладала своей линией развития.

Среди акаринин может быть выделено три серии: а) серия *Acarinina crassaeformis* (Gall. et Wissl.), объединяющая неравномерно-шиповатых акаринин; б) серия *Ac. topilensis* (Cushman), заключающая равномерно-шиповатых акаринин; в) серия *Ac. centralis* (Cushman et Bermudez), охватывающая акаринин с гладкой стенкой. Развитие акаринин в палеогене представляет типичный случай обратного развития — утраты признака шиповатости стенки, который у большинства других групп представляет собой прогрессивный адаптивный признак.

3. В ходе приспособления к планктонному образу жизни наметилось также несколько основных линий изменения в определенном направлении небольшого числа более общих признаков, приведших к обособлению развития крупных групп родов и подродов:

а) уплощение раковины глобигерин, облегчение конструкции их стенки и диффенцированная шиповатость привела к образованию родов *Acarinina, Globorotalia, Truncorotalia* и *Planorotalites;*

б) уплощение раковин глобигеринелл и увеличение их размеров привело к обособлению группы форм с удлиненными камерами и иглами на концах (*Eohastigerinella, Hastigerinella*), с пластинками на концах (*Hastigerina*) и группы форм с шиповидными отростками камер (*Hantkenina*);

в) обратное развитие, выражавшееся в уменьшении количества камер в обороте, привело к ответвлению от *Globigerina* рода *Gubkinella* и последующего появления *Gümbelitria* и *Gümbelina.*

4. Процесс адаптации имел одинаковое направление у трех основных крупных морфологических групп: спирально-трохоидных, спирально-винтовых и ложно-плоскоспиральных планктонных фораминифер. Каждый морфологический тип обособился в результате сходного изменения свойственной ему одному группы признаков. Тесные родственные взаимоотношения между представителями каждого из этих морфологических типов могут быть прослежены в ходе конкретного филогенеза составляющих их родов и видов. Каждый морфологический тип объединяет одно или несколько семейств. Таким образом, основной критерий для выделения семейств или групп семейств у планктонных фораминифер — это тип строения раковин и отчасти структура их стенки.

ЛИТЕРАТУРА

Глесснер М. А. Стратиграфия нижнего палеогена северного и восточного Кавказа в свете изучения микрофауны. Инф. сборн. Нефт. геологоразвед. инстр., № 4, 1934.

Глесснер М. А.[1]. Меловые и третичные фораминиферы Кавказа. Фораминиферы древнейших третичных отложений северо-западного Кавказа. Пробл. палеонтологии, 1937, т. 2—3.

[1] Эти таксономические категории давно употребляются энтомологами и широко применяются, например, в детальной классификации современных жуков (Якобсон, 1905).

Глесснер М. А.$_2$ Планктонные фораминиферы мела и эоцена и их стратиграфическое значение. Этюды микропалеонтологии, 1937, т. I, вып. 1.

Качарава М. В. Стратиграфия верхнеэоценовых отложений северного склона Триалетского хребта по фауне микрофораминифер. Вестн. Гос. музея Грузии, 1954, **16-А.**

Качарава М. В. и Попхадзе М. В. О возрасте флишевых отложений сел. Гумбати. Сообщ. Акад. наук Груз. ССР, 1955, **16, № 2.**

Кешмэн Д. Фораминиферы. Л.— М., 1933.

Морозова В. Г. К фауне фораминифер мела и палеогена Эмбенской области. Бюлл. Моск. Об-ва испыт. природы, отд. геол., 1939, **17,** № 4—5.

Морозова В. Г.$_1$ О возрасте нижнефораминиферовых слоев Северного Кавказа. Докл. Акад. наук СССР, 1946, **54,** № 1.

Морозова В. Г.$_2$ Граница меловых и третичных отложений в свете изучения фораминифер. Докл. Акад. наук СССР, 1946, **54,** № 2.

Морозова В. Г. Стратиграфическое распределение фораминифер в палеогене Туркмении. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., 1949, **24,** № 3.

Морозова В. Г.$_1$ Зональная стратиграфия палеогена на основе развития микроскопических фораминифер. Тр. совещ. по разработке унифиц. стратигр. шкалы третичных отложений Крымско-Кавказской обл. Баку. Изд-во Акад. наук Аз.ССР (в печати).

Морозова В. Г.$_2$ Надсемейство фораминифер Globigerinidea superfam. nov. и некоторые его представители. Докл. Акад. наук СССР, 1957, т. 114, № 5.

Самойлова Р. Б. Стратиграфическое распределение фораминифер в верхне-палеогеновых отложениях р. Альмы (Крым). Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., 1946, **21,** № 2.

Субботина Н. Н. Распределение микрофауны в фораминиферовых слоях района г. Нальчика и Черных гор (Северный Кавказ). Информац. сборн. Нефт. геологоразвед. инст., № 4, 1934.

Субботина Н. Н. Стратиграфия нижнего палеогена и верхнего мела Северного Кавказа по фауне фораминифер. Тр. Нефт. геологоразвед. инст., сер. А, 1936, вып. 96.

Субботина Н. Н. Распределение микрофауны в майкопских и хадумских отложениях Северного Кавказа. Тр. Нефт. геологоразвед. инст., сер. А, 1938, вып. 104

Субботина Н. Н. Фораминиферы датских и палеогеновых отложений Северного Кавказа. В кн.: Микрофауна Кавказа, Эмбы и Средней Азии. Л.— М., Гостоптехиздат, 1947.

Субботина Н. Н. Краткий очерк стратиграфии палеогеновых отложений Грозненской области по фауне фораминифер. В кн.: Микрофауна СССР, сб. 2, Л.— М., Гостоптехиздат, 1949.

Субботина Н. Н. Микрофауна и стратиграфия эльбурганского горизонта и горизонта Горячего ключа. В кн.: Микрофауна СССР, сб. 4. Л., 1950 (Тр. Всес. научно-иссл. геологоразвед. инст., вып. 51).

Субботина Н. Н. Глобигериниды, ханткенииды и глобороталииды. В кн.: Ископ. форам. СССР. Тр. Всес. научно-иссл. геологоразвед. ин-та, вып. 76. Л.— М., Гостоптехиздат, 1953.

Сулейманов И. С. Новый род *Gubkinella* и два новых вида семейства Heterohelicidae из верхнего сенона юго-западных Кызыл-Кумов. Докл. Акад. наук СССР, 1955, **102,** № 3.

Халилов Д. М. Стратиграфия верхнемеловых и палеогеновых отложений Малого Балхана по фауне фораминифер. Баку, Азнефтеиздат, 1948.

Халилов Д. М. К стратиграфии палеогеновых отложений Северо-Восточных предгорий Кавказа. Докл. Акад. наук Азерб. ССР, 1950, **6,** № 2.

Шохина В. А. О роде *Hantkenina*. Проблемы палеонтологии, 1937, **2—3.**

Якобсон Г. Г. Жуки России и Западной Европы. СПб., 1905.

Bowen R. N. C. Foraminifera from the London Clay. Proc. Geol. Ass. London, 1954, **65,** pt. 2.

Brady H. B. Report on the Fofaminifera dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Rep. voy. Challenger, Zool., London, 1884, **9.**

Bronnimann P. The genus *Hantkenina* on Barbados and Trinidad. Journ. Paleontol., 1950, **24,** N 4.

Brotzen F. The Swedish paleocene and its foraminiferal fauna. Sveriges geol. unders., ser. C., N 493, Årsbok, **42** (348), N 2, 1948.

Carpenter W., Parker W. a. Jones T. Introduction to the study of the Foraminifera. Roy. Soc., London, 1862.

Cushman J.$_1$ Foraminifères du Stampien du Bassin de Paris. Bull. Soc. sci. Seine et Oise, sér. 2, 1928, **9.**

Cushman J.₂ The Foraminifera, their classification and economic use. Ed. 1, 2, 4. Cambridge, Mass., 1928, 1940, 1950.
Galloway J. J. a. Wissler S. G. Pleistocene Foraminifera from the Lomita Quarry Palos Verdes Hills, California. Journ. Paleontol. Menasha, Wis. USA, 1927, 1.
Glaessner M. Principles of micropalaeontology, 1945.
Hantken M. Fauna der Clavulina Szaboi-Schichten. I. Foraminiferen. Mitt. Ungar. Geol. Reichsanst., 1875 (1881), 4.
Orbigny A. Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes. Ann. sci. nat., 1826, 7.
Orbigny A. Foraminifères in Ramon de la Sagra: «Histoire physique, politique et naturelle de l'île Cuba». Paris, 1839, 8.
Orbigny A. Mémoire sur les foraminifères de la craie blanche du bassin de Paris. Mém. géol. France, 1840, 4.
Reuss A. Neue Foraminiferen aus den Schichten des Österreichischen Tertiärbeckens. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., Denkschr., 1850, 1.
Rey M. Distribution stratigraphique des *Hantkenina* dans le Nummulitique du Rharb (Maroc). Bull. Soc. géol. France, sér. 5, 1938, 8.
Sigal J. Foraminifera. In: Piveteau J. Traité de paléontologie. Paris, 1952.
Thalmann H. E. Foraminiferal genus *Hantkenina* and its subgenera. Amer. Journ. Sci., 1942, 240.

Е. А. РЕЙТЛИНГЕР

(Геологический институт Академии наук СССР)

К ВОПРОСУ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ НАДСЕМЕЙСТВА ENDOTHYRIDEA

ВВЕДЕНИЕ

Надсемейство Endothyridea объединяет одну из наиболее многочисленных и широко распространенных групп среди так называемых «мелких» фораминифер палеозоя. Согласно последним исследованиям, сем. Endothyridae включает около 20 родов, представленных примерно 120 видами. Самые ранние находки эндотирид известны уже со среднего девона, наиболее поздние отмечаются в триасе. Есть предположения, что потомки эндотирид продолжают развиваться в мезозое.

Объем надсем. Endothyridea мы понимаем несколько иначе, чем М. Глесснер, впервые в 1945 г. установивший это надсемейство (Glaessner, 1945). Большой фактический материал, накопившийся в Советском Союзе за последние 20 лет, позволил подойти к систематике эндотирид уже с определенной оценкой различных категорий их признаков и в известной мере проследить родственные взаимоотношения между отдельными родами. По М. Глесснеру, надсем. Endothyridea включает два семейства: Endothyridae и Fusulinidae. Мы рассматриваем это надсемейство в объеме двух семейств: Endothyridae и Bradyinidae. Первое семейство включает три подсемейства — Endothyrinae, Plectogyrinae и Endothyranopsinae.

Статья основывается главным образом на материале развития эндотирид в нижне- и среднекаменноугольные эпохи на территории Русской платформы как на материале, наиболее изученном.

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Первая эндотира была описана Т. Брауном (Brown) в 1843 г. в Англии из горного известняка Вестмореленда, но сам Браун автором рода Endothyra считает Д. Филлипса (Philips), впервые нашедшего и назвавшего эту фораминиферу *Endothyra Bowmani* Phill. В печати описание Д. Филлипса (Phillips, 1846) появилось позднее, в 1846 г. Оно весьма кратко, неопределенно и иллюстрируется рисунком поперечного сечения неполного экземпляра раковины спирально-плоскостного навивания с небольшим числом оборотов и камер. Изображение Филлипса существенно отличается от изображения Брауна, представляющего собой поперечное сечение раковины с большим числом оборотов и камер. Неясное описание генотипа привело к тому, что впоследствии большинство авторов при определении этого рода основывалось на подробном описании и хорошем изображении *Endothyra Bowmani,* данном в 1876 г. Брэди. Последняя «эндотира», однако, характеризуется неправильным навива-

нием с отклонением оси завивания и наличием базальных отложений. Поэтому объем рода *Endothyra* стал пониматься довольно широко.

В 1876 г. Брэди, кроме *Endothyra Bowmani,* установил еще несколько новых видов эндотир, но большинство из них, будучи описаны только с внешней поверхности, не прибавили ничего нового к морфологии эндотирид.

Для всего последующего времени большое значение имели работы В. Мёллера (1878, 1880), применившего методику шлифования ко всем фораминиферам и впервые показавшего на большом материале различие во внутреннем строении эндотирид. Им же впервые было указано стратиграфическое значение палеозойских фораминифер.

Начиная с тридцатых годов настоящего столетия изучение эндотирид в СССР идет бурными темпами в связи с выявлением их руководящего значения для дробной стратиграфической схемы нижнего карбона (Раузер-Черноусова и др., 1936, 1940; Раузер-Черноусова, 1948 а—з; Михайлов, 1935; Виссарионова, 1948; Шлыкова, 1951; Гроздилова и Лебедева, 1954; Лебедева, 1954; Липина, 1955). Среди эндотирид выделяется много новых видов, устанавливаются новые роды и намечаются пути развития отдельных групп видов. Однако большинство авторов, изучающих эндотирид, рассматривает последних главным образом с точки зрения их стратиграфического распространения. Вследствие этого, несмотря на большое количество новых родов и видов, установленных за это время среди «эндотирид», систематика и филогения этой большой и интересной группы фораминифер в целом оставалась слабо освещенной и разными авторами рассматривалась различно. «Эндотирообразные» фораминиферы относились обычно без особых обоснований или к подсем. Endothyrinae сем. Lituolidae, следуя классификации Кешмэна, или к сем. Endothyridae — по Галлоуею.

Среди немногих исследований, касающихся в той или иной мере вопросов систематики, в первую очередь надо остановиться на работах А. В. Михайлова (1935, 1939). Последний впервые в Советском Союзе сделал попытку разобраться в онтогенезе и филогении сем. Endothyridae и подвергнул критике принятую в то время классификацию Галлоуея (Galloway, 1933). Как показал А. В. Михайлов (1935), Галлоуей объединил в сем. Endothyridae роды, значительно отличающиеся друг от друга типом строения раковины и структурой стенок, и построил генетические ряды из членов, не связанных общим направлением развития. В своих исследованиях А. В. Михайлов придавал большое значение структуре стенки. В частности, свой новый род *Janishewskina* он рассматривал как производный от рода *Cribrospira,* основываясь главным образом на общем типе строения их стенок. В то же время А. В. Михайлов подчеркивал отличие янишевскин от брэдиин, близких по строению устья, но резко отличных по структуре стенки. Предположение о родстве криброспир и янишевскин получило подтверждение и в его дальнейших работах (1939). Так, применив метод изучения индивидуального развития родов *Cribrospira, Janishewskina* и *Bradyina,* он выяснил, что ситовидное устье у *Cribrospira* и *Janishewskina* образуется однотипно, путем причленения особого апертурного щита под углом к середине или верхней части септы, тогда как у брэдиин устьевая поверхность представляет продолжение септы. Очень интересно предположение А. В. Михайлова, что роды *Mstinia* и *Endothyrina* непосредственно связаны в своем развитии с аммодисцидами, будучи близки по структуре стенки и характеру устьев с форшиями и форшиеллами. А. В. Михайлов также первый обратил внимание на несоответствие изображения *Endothyra Bowmani,* приведенного Брэди, с изображением генотипа *End. Bowmani* по Филлипсу, но придал этому

расхождению признаков видовое значение, предложив считать *End. Bowmani* Brady, non Phill. новым видом — *End. bradyi* Mikh.

Следуя Л. Румблеру и Галлоуею, А. В. Михайлов выделял сем. Endothyridae, однако понимал его объем отлично от принятого этими авторами. К сем. Endothyridae А. В. Михайлов относил роды: *Endothyra, Cribrospira, Janishewskina* и *Bradyina.* В связи с выявлением нового типа строения раковин у эндотир (*End. bradyi* Mikh.— спираль с колебанием осей) А. В. Михайлов ввел в диагноз сем. Endothyridae как основной признак полиплоскостное навивание. Большая часть положений А. В. Михайлова не потеряла своего значения в настоящее время и использована нами в данной статье.

В 1937 г. Д. М. Раузер-Черноусова, подведя итог материалу, накопившемуся в эти годы по «эндотирообразным» фораминиферам, показала, что «эндотиры» обладают довольно широким диапазоном признаков внутреннего строения. Однако, поскольку первоначальный диагноз признаков рода *Endothyra* был весьма расплывчатым и в первые годы изучения эндотирид материал по ним был недостаточным для оценки таксономической категории признаков, все «эндотиры» были подразделены Д. М. Раузер-Черноусовой на 3 крупные естественные группы. Группы эти объединяли виды с определенными морфологическими признаками и, как полагал этот автор, в дальнейшем, по всей вероятности, должны были быть выделены как отдельные роды. Выделялись: группа *Endothyra crassa* — правильное навивание, прямые септы, стенка со значительным количеством агглютинированного материала; группа *End. globulus* — клубкообразное навивание, косые септы, зернистая стенка с лучистым слоем; группа *End. bradyi* — завивание с отклонением осей навивания, тонкозернистая стенка, дополнительные отложения в виде гребней и валиков. Забегая несколько вперед, скажем, что, действительно, в настоящее время, когда расшлифованы генотипы эндотир коллекции Брэди и накопился большой фактический материал, позволивший оценить категории видовых и родовых признаков эндотир, эти группы выделены как самостоятельные роды. Так, «эндотиры» группы *Endothyra crassa* выделены Р. Каммингсом (Cummings, 1955) как род *Endothyranopsis*, группа *Endothyra bradyi* Е. Целлером (Zeller, 1950) — как род *Plectogyra* и эндотиры группы *Endothyra globulus* — нами (в «Основах палеонтологии») как род *Globoendothyra* (генотип *Endothyra globulus* Moeller, non Eichwald = = *Globoendothyra pseudoglobulus* Reitl. [1]) Таким образом, согласно Д. М. Раузер-Черноусовой, хотя таксономическое значение микроструктуры стенки эндотирид неясно и признак этот изменчив, а типы строения раковин разнообразны, все же ясная генетическая связь между отдельными родами с определенным ограниченным геологическим возрастом позволяет рассматривать группу палеозойских эндотирообразных фораминифер как обособленную, отвечающую особому подсем. Endothyrinae.

Вопросы систематики эндотирид отчасти затрагиваются в нашей работе (Рейтлингер, 1950) в связи с проблемой таксономического значения микроструктуры стенки фораминифер. Так же, как и А. Вуд (Wood, 1949), мы пришли к выводу, что микроструктура стенки имеет различное таксономическое значение для разных групп и что значение этого при-

[1] Эндотира, описанная В. И. Мёллером в 1878 г. как *Endothyra globulus* (Eichw.), значительно отличается по своему внешнему виду от эндотиры (*Nonionina globulus* Eichw., 1860), описанной Э. Эйхвальдом; в то же время она по завиванию не сходна и с генотипом рода *Endothyra*, установленным Д. Филлипсом. Согласно сказанному, эндотиры типа *Endothyra globulus Moell.* non Eichw. выделяются нами как новый вид *Globoendothyra pseudoglobulus* Reitl. nom. nov., принятый за генотип нового рода.

знака могло меняться от локальных морф до порядка семейства. Согласно с этим, к сем. Endothyridae были отнесены формы со стенкой тонко- и грубозернистой структуры; первые, по-видимому, секреционного происхождения, вторые — смешанного (секреционного с агглютинированными частицами). В пределах сем. Endothyridae были выделены подсем. Endothyrinae и установлено подсем. Bradyininae. Представители этих подсемейств отличаются один от другого характером устьев и строением стенки. В новое подсем. *Bradyininae* были включены роды: *Bradyina, Janishewskina* (= *Samarina*) и *Glyphostomella* (?).

В зарубежных странах в тридцатых и сороковых годах эндотириды специально почти не изучались. Основные взгляды иностранных ученых на систематику эндотирид отражены, однако, в трех крупных классификациях: Д. Кешмэна в 1933—1950 гг., Д. Галлоуея — в 1933 г. и М. Глесснера — в 1945 г. В основу этих классификаций как основной признак положена структура стенки. Согласно последнему изданию Д. Кешмэна (Cushman, 1950), роды *Endothyra, Bradyina, Glyphostemella, Cribrospira, Endothyranella* и *Septammina* объединяются в подсем. Endothyrinae, установленное Брэди в 1884 г. Последнее, по Кешмэну, относится к сем. Lituolidae наравне с подсемействами Haplophragmiinae и Lituolinae. Несколько по-иному выглядит классификация эндотирид по Д. Галлоуею (1933) и М. Глесснеру (1945). Первый принимает сем. Endothyridae, установленное Румблером в 1895 г., в объеме двух подсемейств — Endothyrinae и Tetrataxinae, а второй возводит эндотирид уже в ранг надсем. Endothyridea, которое объединяет два семейства: Endothyridae и Fusulinidae.

Любопытно, что взгляды всех трех авторов основывались на строении стенки эндотирид. Д. Кешмэн считал стенку эндотирид песчаной и соответственно относил их к семейству песчаных спирально-свернутых фораминифер сем. Lituolidae. Д. Галлоуей, изучив стенки эндотирид в шлифах, пришел к выводу, что они, во-первых, известковые, а во-вторых, имеют совершенно своеобразное строение (известковые поперечноволокнистые и пр.), что позволяет рассматривать их как самостоятельное семейство. Глесснер пошел еще дальше — он объединил эндотирид с фузулинидами в одно надсемейство, согласно особой структуре стенки эндотирид и характеру дополнительных отложений. Общие принципы этих классификаций Кешмэна и Галлоуея получили заслуженную критику со стороны русских исследователей — А. В. Михайлова (1935), Д. М. Раузер-Черноусовой и А. В. Фурсенко (1937), Д. М. Раузер-Черноусовой (1949), А. В. Фурсенко (1950) и др.

В самые последние годы (1950—1955) американские ученые, применив методику шлифования, также пришли к выводу о большом стратиграфическом значении эндотирид и стали ими усиленно заниматься (E. Zeller, 1950; D. Zeller, 1953; H. Scott, E. Zeller a. D. Zeller, 1947, и др.). Считая важным систематическим признаком характер спирали и наличие дополнительных отложений и в то же время основываясь на генотипе Д. Филлипса, Е. Целлер предложил «эндотирид» с колеблющимся навиванием и, обычно, с дополнительными отложениями по основанию оборотов выделить в особый род *Plectogyra*. Особый интерес представляет работа Е. Целлера 1950 г., где он рассматривает изменение признаков эндотирид во времени в пределах свит миссиссипских отложений Северной Америки. В этой же работе он высказывает предположения о происхождении эндотирид и взаимосвязи между эндотирами и плектогирами.

В Англии Р. Каммингс (Cummings, 1955), расшлифовав материалы коллекции Брэди, показал, что под названием эндотира Брэди объединял фораминифер с весьма разными морфологическими признаками. Основы-

ваясь на различном внутреннем строении раковин разных видов «эндотир» Г. Брэди (главным образом структуре стенки), Р. Каммингс выделил среди последних два новых рода: *Endothyranopsis* (агглютинированная стенка, генотип *Endothyra crassa* Brady) *и Loeblichia* (особая стенка, быстро поддающаяся перекристаллизации, генотип *Endothyra ammonoides* Brady). Род *Endothyranopsis* Р. Каммингс отнес к подсем. Bradyininae, согласно агглютинированной структуре стенки, а род *Loeblichia* — к новому подсем. Loeblichinae, которое, возможно, родственно подсем. Ozawainellinae.

В настоящее время, основываясь на исследованиях большого коллектива советских микропалеонтологов, а также учитывая данные ученых зарубежных стран, мы принимаем объем надсем. Endothyridea в следующем составе [1]:

НАДСЕМ. ENDOTHYRIDEA

СЕМ. Endothyridae Rhumbler, 1895

Подсем. Endothyrinae Brady, 1884, с родами:

Endothyra Phillips, 1846, генотип *Endothyra bowmani* Phillips, 1846; *Quasiendothyra* Rauser, 1948, генотип *Endothyra* (?) *kobeitusana* Rauser, 1948; *Planoendothyra* Reitlinger, 1956, gen. nov., генотип *Endothyra aljutovica* Reitlinger, 1950; *Loeblichia* Cummings, 1955, генотип *Endothyra ammonoides* Brady, 1873; *Cribrospira* Moeller, 1878, генотип *Cribrospira panderi* Moeller, 1878; *Janischewskina* Mikhailov, 1935 (=*Samarina* Rauser et Reitlinger, 1937), генотип *Janischewskina typica* Mikhailov, 1935

Подсем. Plectogyrinae Reitlinger, 1956, subfam. nov. с родами:

Plectogyra E. Zeller, 1950, генотип *Plectogyra plectogyra* E. Zeller, 1950 (к этому роду относятся «эндотиры» с колебанием оси завивания и обычно с дополнительными отложениями параллельными септам, т. е. группы *Endothyra bradyi* Mikh., *End. omphalota* Raus. et Reitl., *End. similis* Raus et Reitl. и большинство групп турнейских «эндотир»); *Plectogyrina* Reitlinger, 1956, gen. nov., генотип *Endothyra*(?) *fomichaensis* Lebedeva, 1954 (к этому роду относятся «эндотиры» типа *Endothyra* (?) *admiranda* Leb., *End. nevskiensis* Leb. и др.); *Globoendothyra* Reitlinger, 1956, gen. nov., генотип *Globoendothyra pseudoglobulus* Reitlinger, nom. nov.(=*Endothyra globulus* Moeller, 1878, non Eichwald) (к этому роду относятся «эндотиры» группы *Endothyra globulus* в старом понимании); *Michailovella* Canelina, 1956, генотип *Endothyrina* (?) *gracilis* Rauser, 1948; *Endothyranella* Galloway et Harlton, 1930, генотип *Ammobaculites powersi* Harlton, 1927

Подсем. Endothyranopsinae Reitlinger, 1956, subfam. nov. с родами:

Endothyranopsis Cummings, 1955, генотип *Involutina crassa* Brady, 1869 (к этому роду относятся «эндотиры» группы *Endothyra crassa* Brady в старом понимании); Условно *Rhenothyra* Beckmann, 1950, генотип *Rhenothyra refrathensis* Beckmann, 1950

СЕМ. Bradyinidae Reitlinger, 1950, с родами:

Bradyina Moeller, 1878, генотип *Nonionina rotula* Eichwald, 1860; *Glyphostomella* Cushman et Waters, 1928, генотип *Ammochilostoma* (?) *triloculina* Cushman et Waters, 1927 (к этому роду относятся группы «брэдиин» с дополнительными пластинами только во взрослой стадии, брэдиины групп *Bradyina samarica* Reitl., *Br. minima* Reitl., *Br. lepida* Reitl. и др.); *Pseudobradyina* Reitlinger, 1950, генотип *Pseudobradyina pulchra* Reitlinger, 1950 (группа брэдиинид с одной дополнительной пластиной или без них).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЭНДОТИРИД

Прежде чем перейти непосредственно к систематике сем. Endothyridae, необходимо остановиться на происхождении эндотирид и их взаимоотношениях с сем. Tournayellidae как возможном их предковом стволе.

[1] Чернышинеллы рассматриваются нами как представители турнейеллид (согласно О. А. Липиной, 1955) и потому в данном списке отсутствуют.

В 1953 г. Л. Г. Даин было установлено своеобразное семейство Tournayellidae. Особенностью турнейеллид, имеющих тип строения раковины, свойственный аммодисцидам, являлось образование у них пережимов и коротких ложных перегородок, появляющихся во взрослых стадиях роста. Согласно О. А. Липиной (1955), к этому же семейству должны быть также отнесены чернышинеллы, имеющие близкий, но в то же время особый тип сегментации: подразделение на камеры у них происходит вследствие сильного вздутия задней и резкого сужения передней части камер, имеющих «трубчатую» форму; ранние обороты чернышинелл иногда имеют только пережимы. Таким образом, перегородки у турнейеллид, по-видимому, находятся еще в стадии становления, развиваясь на различных стадиях роста, причем эти ложные перегородки обычно еще не являются настоящими септами, образующимися загибом стенки в месте сочленения камер.

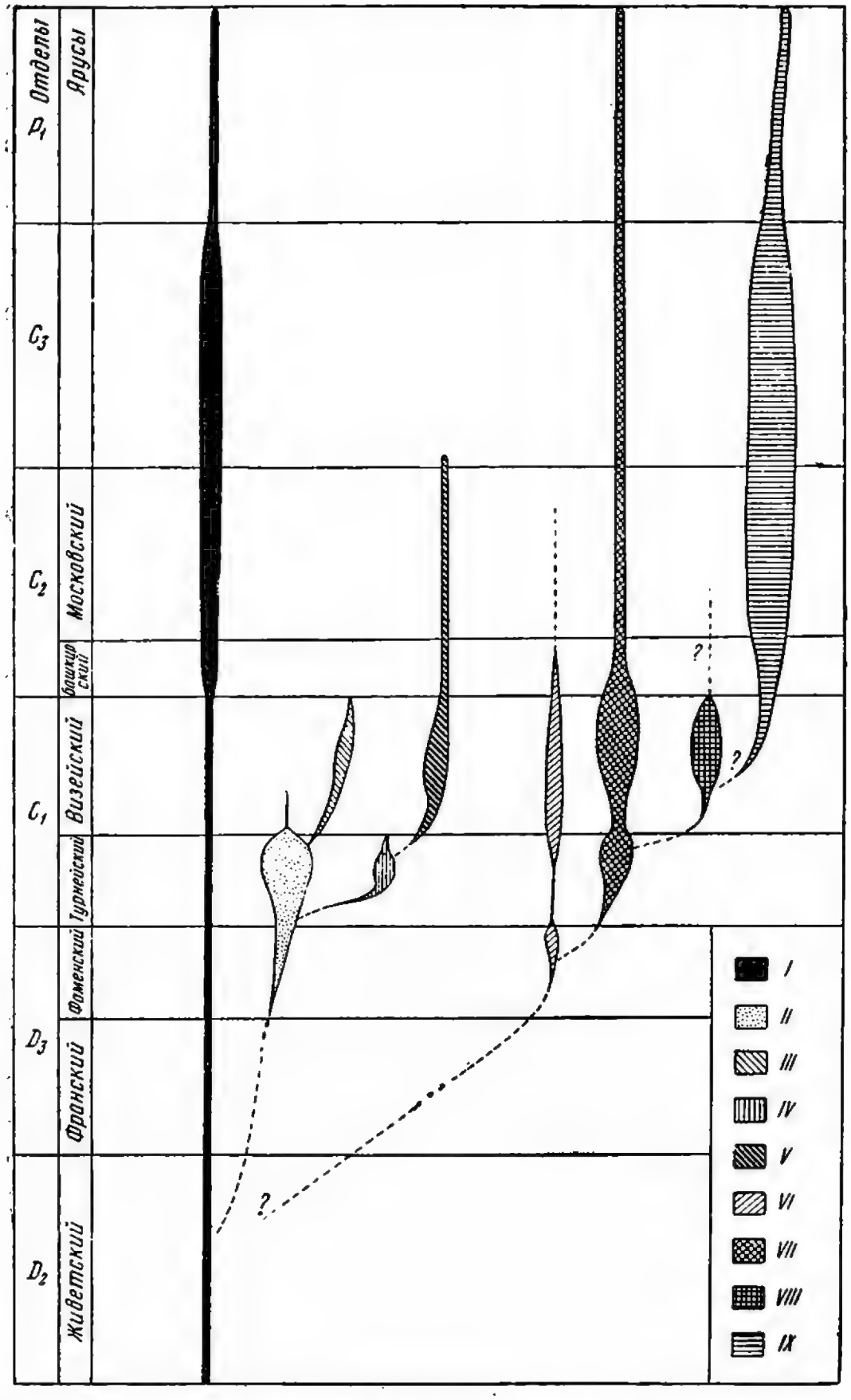
Турнейеллиды появляются почти одновременно с эндотиридами, и расцвет большинства их групп приходится на одно и то же время. Сегментация у турнейеллид развивается обычно на взрослых стадиях, на ранней стадии сегментация появляется только у наиболее специализированных форм, тогда как эндотиридам свойственны обычно септы с самой ранней стадии. В настоящее время, вследствие слабой изученности отложений девона, нет еще веских доказательств для установления прямых предков эндотирид. Но, учитывая все сказанное, можно полагать, что эндотириды обособились от ветви турнейеллид где-то в начале развития последних, являясь до некоторой степени боковой, параллельной им ветвью; возможно, и обособление эндотиридей независимо от турнейеллид.

Филогения сем. Tonrnayellidae весьма основательно разобрана Л. Г. Даин в работе 1953 г. Некоторые новые данные, полученные за последнее время нами (Рейтлингер, 1954), О. А. Липиной (1955) и Е. В. Быковой (1955), позволяют несколько дополнить филогенетическую схему Л. Г. Даин. В том виде, как она нам представляется, генетические ряды сем. Tournayellidae дают сходную картину параллельного развития с сем. Endothyridae в отношении строения типа раковин, микроструктуры стенок, характера устьев и дополнительных отложений. Параллельность в развитии между аммодисцидами, турнейеллидами и эндотиридами отмечалась еще Л. Г. Даин в 1953 г.

В пределах сем. Tournayellidae, которое мы понимаем несколько шире первоначального его объема, по типу подразделения на сегменты, микроструктуры стенки, характеру устьев и геологическому распространению (этапы расцвета) устанавливается несколько естественных групп, которые могут рассматриваться как подсемейства (фиг. 1).

Первая, самая древняя группа была выделена Л. Г. Даин в 1953 г. как подсем. Tournayellinae. Для турнейеллин характерно наличие двух стадий роста с разным типом сегментации. Более примитивные их представители имеют несегментированную раннюю стадию и пережимы в поздней стадии роста; более специализированные — в ранней стадии имеют пережимы, а во взрослой — зачаточные септы. Микроструктура стенок чаще мелкозернистая, секреционного типа, реже грубозернистая с включением относительно более крупных зерен кальцита, возможно агглютинированных. Устье простое. У отдельных представителей наблюдаются дополнительные отложения типа поперечных валиков перед устьем (*Tournayella costata* Lip. и др.) и в виде сплошных тяжей типа хомат (*Septatournayella rauserae* Lip.). В настоящее время не совсем ясно соотношение между двумя подгруппами турнейеллин (только с пережимами или с пережимами и зачаточными септами): возможно, они представляют две са-

мостоятельных ветви, но также вероятно, что формы с зачаточными септами могли появляться периодически от форм с пережимами (не



Фиг. 1. Схема филогенетического развития сем. Tournayellidae и надсем. Endothyridae.

I — сем. Ammodiscidae; *II* — *V* — сем. Tournayellidae; *II* — подсем. Tournayellinae; *III* — подсем. Forchiinae; *IV* — подсем. Chernyshinellinae; *V* — подсем. Haphlophragmellinae; *VI* — *VIII* сем. Endothyridae; *VI* — подсем. Endothyrinae; *VII* — подсем. Plectogyrinae; *VIII* — подсем. Endothyranopsinae; *IX* — сем. Bradyinidae.

составляя последовательного генетического ряда). Время появления, продолжительность жизни и период расцвета этих двух подгрупп более или менее совпадают. Появляются они, по-видимому, одновременно со

среднего девона, расцвет их приходится на верхнюю часть турнейского яруса (преимущественно кизеловский горизонт), редкие формы продолжают существовать в низах визейского яруса.

Вторая большая группа турнейеллид объединяется в подсем. Forshiinae Dain. Форшиины обособляются от турнейеллин с начала визейского века благодаря специализации строения стенки (усилению способности к агглютинированию), развитию ситовидной апертуры и развертыванию спирали. Расцвет этого подсемейства приходится на среднюю часть визейского яруса.

Третья группа турнейеллид выделяется нами пока условно как новое подсем. Chernyshinellinae. Для последнего характерно появление септации часто с самой ранней стадии роста, но септации ложной, без загиба стенки раковины в месте сочленения камер, а образующейся путем резкой выпуклости задней части камер. Чернышинеллины обладают также способностью к выпрямлению, например *Chernyshinellina pygmaea* (Malakh.). Строение стенки у представителей подсем. Chernyshinellinae, как и у турнейеллин, обычно мелкозернистое, реже грубозернистое. Устье простое. У отдельных форм наблюдаются валикообразные отложения сзади устья *(Chernyshinella tumulosa* Lip.). Расцвет этого подсемейства приходится на черепетский горизонт.

С конца турнейского века — начала визейского от чернышинеллинин обособляется четвертая группа турнейеллид, выделенная нами как подсем. Haplophragmellinae. Ранее роды, входящие в состав этого подсемейства, относились то к аммодисцидам, то к литуолидам, то к эндотиридам. Характер септации и микроструктуры стенки у представителей этого подсемейства (роды *Mstinia, Endothyrina, Haplophragmella, Haplophragmina)* говорит об их непосредственной связи с чернышинеллинами. Аналогично образованию форшиин от турнейеллин, гаплофрагмеллины обособляются от чернышинеллин, развиваясь в направлении усиления способности к агглютинированию, образованию ситовидной апертуры и развертыванию спирали. Однако, являясь, по-видимому, по сравнению с форшиинами более прогрессивной группой (более совершенная септация), гаплофрагмеллины не вымирают быстро, как форшиины, а продолжают существовать длительный промежуток времени, с верхней части турне до нижней части верхнего карбона.

Как видно из сказанного, в пределах сем. Tournayellidae выявляются два четких параллельных ряда, развивающихся в определенном направлении, в которых отдельные роды связаны тесными переходами, с повторением на ранних стадиях развития признаков предков. Пути развития можно представить в следующей схеме.

Сем. Teurnayellidae

Ведущий признак: развитие септации

Подсем. Tournayellinae	Подсем. Chernyshinellinae
Зачаточная септация только во взрослой стадии роста, ранние стадии роста не сегментированы или с пережимами	Ложная септация обычно с самой ранней стадии роста
Специализация	
Агглютинированная стенка, ситовидное устье, развертывание	Агглютинированная стенка, ситовидное устье, развертывание
Подсем. Forshiinae	Подсем. Haplophragmellinae

Как будет показно ниже, эндотириды развивались в тех же направлениях, что и турнейеллиды (изменение типа спирали, структуры стенки, характера устьев, дополнительных отложений и т. д.). Но в то время как у

турнейеллид большинство из этих признаков находилось в стадии становления и было присуще отдельным видам, у эндотирид эти качества закрепились, приобретая значение более высокого ранга. Таким образом, возможно, что эндотириды представляют самостоятельную, параллельную турнейеллидам ветвь, отделенную от последних закреплением признака «настоящей» септации. Развитие «настоящих» септ, по-видимому, имело весьма существенное значение в жизни фораминифер, будучи связано с особыми биологическими свойствами протоплазмы, определившими переход от непрерывного роста к периодически прерывистому.

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ

Переходим к нашей непосредственной задаче — систематике и филогении сем. Endothyridae.

В. А. Догель (1951) в своем большом труде, посвященном развитию простейших, останавливаясь на филогении фораминифер, отмечает, что при филогенетической и систематической оценке фораминифер следует считаться с несколькими категориями признаков. К первой категории признаков В. А. Догель относит данные сравнительной морфологии, ко второй — онтогенетического развития, к третьей — амплитуду геологического распространения и, наконец, к четвертой — экологические данные. Попробуем подойти с этих позиций к систематике эндотирид.

Морфологические данные

Как показали накопившиеся за последнее время материалы, большинство морфологических признаков эндотирид значительно изменялось во времени, причем у разных групп основные признаки развивались в разных направлениях. Однако для каждого этапа исторического развития эндотирид в пределах отдельных групп имелись свои ведущие признаки.

Основные эволюционирующие признаки, имеющие значение для систематики у эндотирид: тип спирали, структура стенки, дополнительные скелетные образования и характер устья. Таксономическое значение этих признаков у эндотирид в течение их развития в большинстве случаев не одинаково и, в зависимости от степени закрепления и качественного выражения, менялось от ранга видового до порядка признака подсемейства и даже семейства.

Тип спирали у эндотирид имеет обычно большое значение для выделения родов и подсемейств. Наблюдаются 3 типа спирали: спирально-плоскостная, плектогироидная [1] и сочетания этих двух типов. Плектогироидная спираль (по Целлеру) представляет логарифмическую спираль трех измерений, образующуюся путем отклонения оси завивания последующих полуоборотов на какой-то угол от положения оси предыдущих. Характер спирали, т. е. высота ее или степень быстроты развертывания, имеет как видовое, так и родовое или даже более высокое таксономическое значение (высокая спираль у сем. Bradyinidae, у рода *Gribrospira* и др.). Выпрямление спирали в одних случаях может носить непостоянный характер (у рода *Quasiendothyra* — экологические морфы?), у других — постоянный, являясь признаком рода (*Michailovella* и *Endothyranella*).

Микроструктура стенки раковин эндотирид — один из важнейших признаков для их систематики, однако таксономический ранг этого

[1] Термин эндотироидное завивание в настоящее время не должен употребляться, так как, согласно генотипу, эндотиры имеют спирально-плоскостное навивание, а формы с колебанием оси навивания отнесены к новому роду *Plectogyra*.

признака очень различен. У эндотирид стенка раковин известковая, секреционная, нередко с агглютинированными частицами иногда даже в большом количестве. В стенке часто дифференцируются слои, имеющие различную зернистость и окраску, иногда развит дополнительный внутренний стекловато-лучистый слой. В некоторых случаях наблюдаются поры, простые или сложные, в виде альвеол. Можно выделить типы стенки:

I. Стенка однослойная неоднородно мелко- или тонкозернистая, обычно с отдельными агрегатами более крупных зерен или отдельными крупными зернами (большинство турнейских плектогирин).

II. Стенка однородно тонкозернистая (большинство визейских плектогирин и эндотирин), редко с внутренним стекловато-лучистым слоем *(Quasiendothyra)*. В пределах этой группы у некоторых эндотирид в стенке обособляется тонкий темный покровный слой (тектум) и развиваются простые поры (группа *Plectogyra omphalota)*.

III. Стенка многослойная, до 4 слоев: 1) тонкий темный покровный слой (тектум), 2) светло-серый неоднородно зернистый, 3) темный тонкозернистый, 4) дополнительный стекловато-лучистый слой *(Globoendothyra)*.

IV. Стенка грубозернистая с агглютинированным материалом, преимущественно зернышками кальцита, редко мелкими раковинами фораминифер, кварцем и проч. Обычно наблюдается дополнительный стекловато-лучистый слой (*Endothyranopsis*).

V. Стенка грубозернистая с агглютинированным материалом (зерна кальцита, мелкие фораминиферы и мелкие обломки скелетов других организмов), с крупными порами, часто в виде альвеол *(Bradyina)*.

У наиболее примитивных и древних форм стенка обычно однослойная неоднородно-зернистая, редко с дополнительным внутренним стекловато-лучистым слоем в последних камерах.

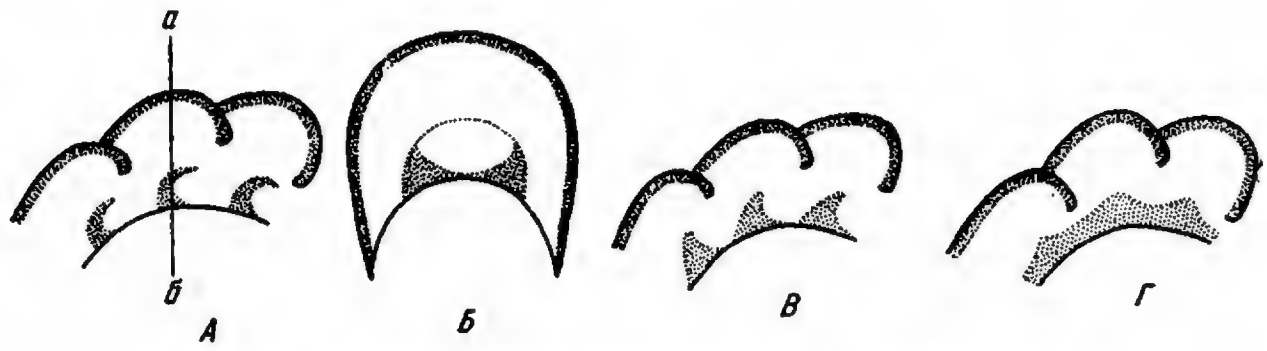
Дополнительные скелетные образования обычно хорошо развиты у эндотирид, причем различные их типы свойственны определенным подсемействам и родам. Для подсем. Endothyrinae особенно характерны отложения типа хомат (непрерывные спиральные тяжи, ограничивающие сбоку устье и расположенные по основанию камер) и псевдохомат (непостоянные утолщения основания септ около устья); кроме того, наблюдаются боковые заполнения и утолщение септ над устьем. В процессе эволюции хоматы у эндотирид редуцируются или видоизменяются в боковые заполнения. У типичных представителей подсем. Plectogyrinae дополнительные отложения расположены параллельно септам в виде гребней и валиков по основанию камер и несколько отступают от устья. Подобный тип дополнительных отложений можно назвать экранным, так как он усложняет сообщение устья с внешней средой, отгораживая от основной камеры как бы вестибюль. Экраны бывают различных типов: 1) в виде тонких гребней, слабо наклоненных вперед или вогнутых, дающих в поперечном сечении крючки, а в продольном — бугорки (фиг. 2, *А, Б*); 2) массивных валиков (фиг. 2*В*); 3) валиков, сливающихся в основании (фиг. 2*Г*). В процессе эволюции валики у некоторых видов образуют сплошную полосу в основании камер и переходят в спиральное расположение. Довольно распространены у эндотирид дополнительные отложения, заполняющие боковые части камер и часто достигающие приустьевой области (фиг. 3). Боковые заполнения особенно характерны для подсем. Endothyranopsinae, но встречаются, как говорилось выше, и у эндотирин; в слабой степени эти заполнения наблюдаются у плектогирин.

Устье у эндотирид известно 5 типов:

1. Единичное полулунное или щелевидное отверстие в основании камер (базальный тип у большинства эндотирид).

2. Овальное отверстие в центре устьевой поверхности *(Paraendothyra)*.

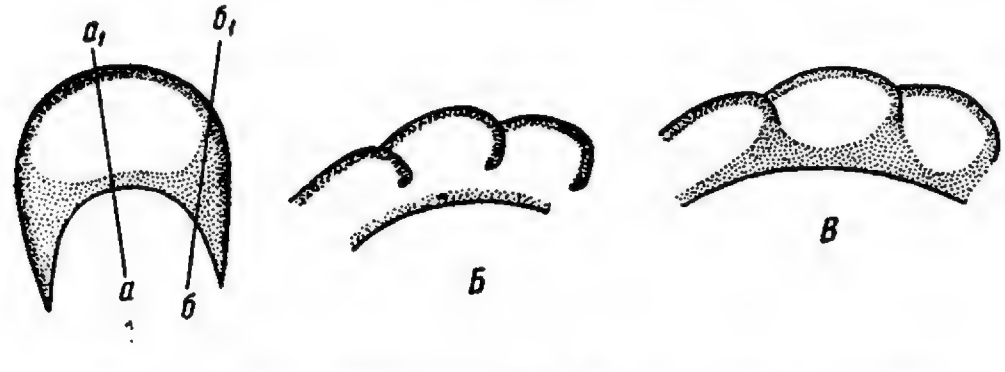
3. Ситовидное устье, состоящее из многочисленных, обычно округлых, отверстий, расположенных на устьевой поверхности *(Cribrospira, Michailovella)*.



Фиг. 2. Экранный тип дополнительных отложений.

А, В — дополнительные отложения в виде тонких вогнутых гребней: *А* — поперечное сечение; *Б* — продольное сечение по линии *а — б*; *В* — дополнительные отложения в виде валиков; *Г* — дополнительные отложения в виде сливающихся валиков (поперечное сечение).

4. Один ряд щелевидных отверстий, расположенных в основании устьевой поверхности и перпендикулярно к нему *(Pseudobradyina)*.



Фиг. 3. Дополнительные отложения в виде боковых заполнений камер.

А — продольное сечение; *Б* — поперечное сечение по линии *а — а*$_1$; *В* — поперечное сечение по линии *б — б*$_1$.

5. Сложное устье: кроме многочисленных отверстий на устьевой поверхности, имеются еще добавочные отверстия, расположенные вдоль септальных швов. Эти добавочные отверстия открываются в интерсептальные пространства, сообщающиеся или с боковыми камерками, или с особой боковой полостью. Интерсептальные пространства образуются тонкими пластинками — непосредственными выростами стенок позади и спереди септы (пост- и пресептальные пластины у *Bradyina*) или выростами заворотов стенок двух соседних камер (*Janishewskina*); пластины, срастаясь в боковой области, замыкают камерки или боковую полость.

В процессе роста раковины эндотирид устьевая поверхность сложного устья внутренних камер обычно растворялась и образовывалось одно отверстие, обеспечивающее лучшее сообщение внутри раковины. В филогенезе эндотирид обычно наблюдается переход от простого устья к сложному, как, например, в ряду *Endothyra — Cribrospira — Janishewskina.* Но в редких случаях процесс шел обратно, от сложного к простому (ряд *Bradyina — Glyphostomella — Pseudobradyina)*.

Таксономическое значение устья у эндотирид менялось от признака вида или даже морфы на первом этапе их исторического развития до признака рода и семейства на более поздних этапах.

Примером первого случая может служить появление ситовидного устья у отдельных особей видов *Quasiendothyra kobeitusana* и *Q. communis*. Значение родового признака характер устья имеет, например, у криброспир и михайловелл, а признаком семейства является у брэдиинид. В том случае, когда характер устья закреплялся как родовой признак, он коррелировался с другими признаками. Например, при наличии ситовидного устья раковины обычно инволютные с высокой спиралью и лишены дополнительных отложений (*Cribrospira, Janishewskina* и др.) Когда устье имело непостоянный характер, то и общее строение раковины еще не соответствовало ему. Так, у особей *Quasiendothyra kobeitusana* с ситовидным устьем раковина эволютная с низкой спиралью и дополнительными отложениями.

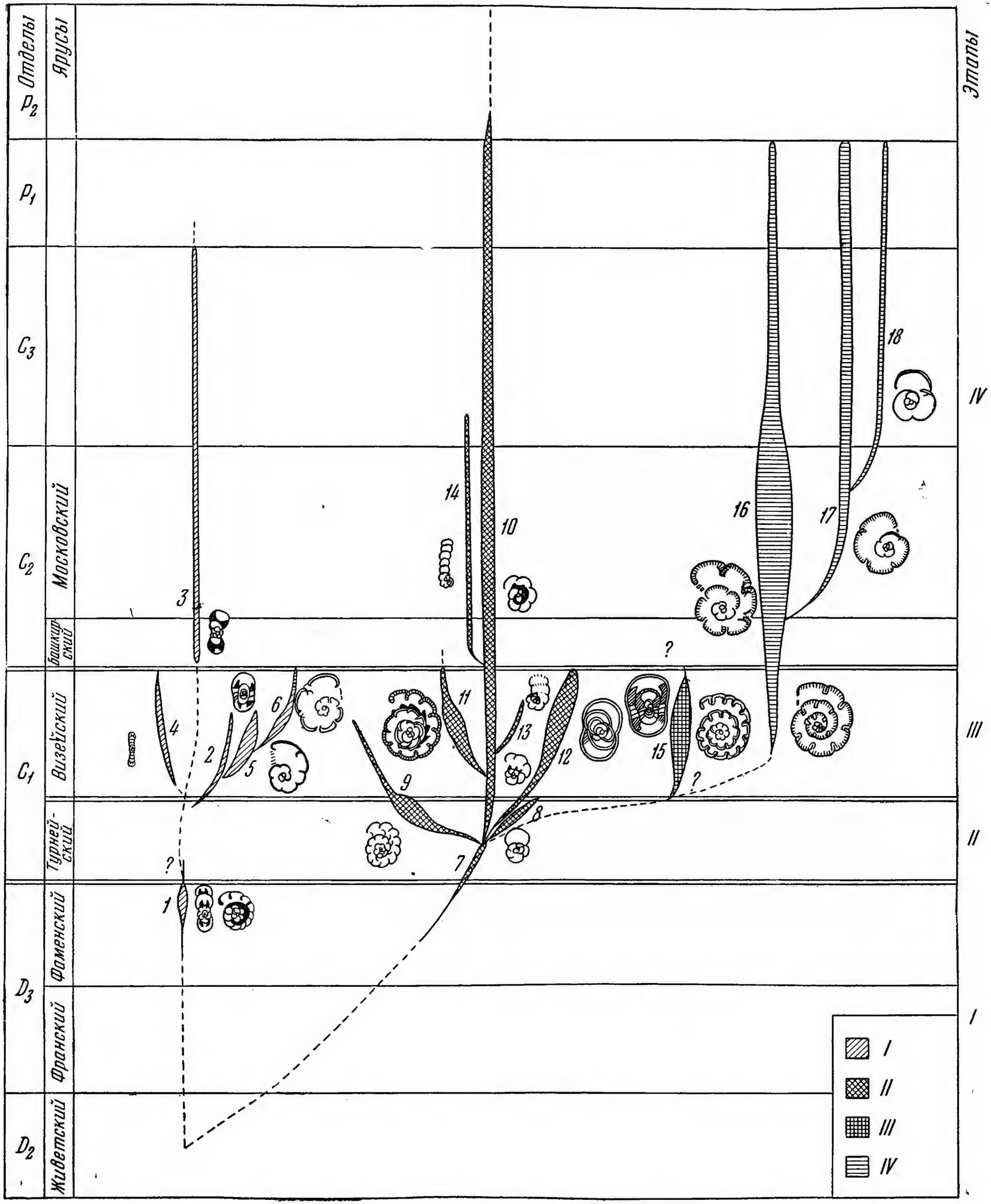
При таксономической оценке признака устья, как обычно, следует учитывать весь комплекс признаков. Янишевскины и брэдиины, хотя, на первый взгляд, и имеют одинаковый характер устья, но, вероятно, принадлежат к разным генетическим рядам по типу микроструктуры стенок и характеру онтогенезов. Таким образом, здесь сложное устье янишевскин только изоморфно сложному устью брэдиин и не имеет такого высокого таксономического значения, как у брэдиниид. О неопределенном в настоящее время таксономическом значении устья говорит и М. Глесснер (Glaessner, 1955). Согласно его данным, разнообразные «cribro» — роды могут быть только индивидуальной модификацией или стадией жизненного цикла и т. п.

Более второстепенное, обычно видовое, значение имеют для эндотирид характер септ, а также форма и размеры раковины, хотя в отдельных случаях их таксономическое значение высоко. Например, косые септы (заворот стенки при образовании камеры под тупым углом) характерны для рода *Globoendothyra*.

Размеры обычно имеют видовое значение. В процессе эволюции эндотиридей наблюдается общее увеличение размеров почти у всех представителей родов в период их расцвета; в периоды появления и вымирания эндотирид размеры обычно минимальные. Характер инволютности раковины иногда имеет высокое таксономическое значение; например, все представители сем. Bradyinidae инволютны. В пределах сем. Endothyridae развиты как инволютные, так и эволютные раковины, причем довольно характерно направление изменчивости в сторону образования из инволютных раковин полуэволютных или полностью эволютных.

Онтогенетическое развитие

Как показала в своей работе Д. М. Раузер-Черноусова (1949), к индивидуальному развитию фораминифер до некоторой степени применима теория филэмбриогенеза А. Н. Северцова. Однако распространение этой теории на простейших встретило некоторую критику со стороны А. А. Герке (Богданович, 1952, стр. 44), справедливо указавшего, что «появление признаков в процессе индивидуального развития фораминифер имеет качественно иной характер, чем у многоклеточных», хотя эти явления имеют один и тот же смысл. А. А. Герке указывает, что термины А. Н. Северцова, примененные Д. М. Раузер-Черноусовой для индивидуального развития фораминифер, не всегда соответствуют этому понятию у многоклеточных животных. Все же условно эти термины могут быть пока сохранены. Согласно Д. М. Раузер-Черноусовой, в раковинах эндотирид можно выделить юношескую и взрослую стадию (правда, грань между этими стадиями иногда принимается условно); старческая стадия устанавливается в редких случаях. Одним из примеров старческой стадии, возможно, служит появле-



Фиг. 4. Схема филогенетического развития надсем. Endothyridea (наиболее характерных представителей).

I — подсем. Endothyrinae; *II* — подсем. Plectogyrinae; *III* — подсем. Endothyranopsinae; *IV* — сем. Bradyinidae. *1* — группа *Endothyra communis* и *Quasiendothyra*; *2* — *Endothyra*; *3* — *Planoendothyra*; *4* — *Loeblichia*; *5* — *Cribrospira*; *6* — *Lanishweskina*; *7* — *Plectogyra*; *8* — группа *Plectogyra latispiralis*; *9* — группа *Plectogyra spinosa*; *10* — группа *Plectogyra bradyi*; *11* — группа *Plectogyra omphalota*; *12* — *Globoendothyra*; *13* — *Michailovella*; *14* — *Endothyranella*; *15* — *Endothyranopsis*; *16* — *Bradyina*; *17* — *Glyphostomella*; *18* — *Pseudobradyina*.

ние у отдельных эндотирид в последнем обороте пережимов вместо септ (*Endothyra infirma* Lip., *End.* sp. № 7 и др.).

Наиболее часто у эндотирид наблюдается изменение признаков в конце юношеской или во взрослой стадии роста по способу надставки стадий. Например, в конце юношеской стадии сразу после первого оборота появляются дополнительные пластины у янишевскин; в начале взрослой стадии обычно у раковины более чем с полуторами оборотами развивается ситовидное устье у криброспир; во взрослой стадии обычно после двух оборотов появляется ситовидное устье и начинается выпрямление раковин у михайловелл; наблюдается выпрямление у эндотиранелл и т. д.

Довольно редко у эндотирид резкое изменение признаков происходит с начала юношеской стадии. Наиболее ярким примером здесь может служить появление дополнительных пластин с первых же камер у визейских брэдиин. Предковая стадия у них совсем выпадает, что препятствует восстановлению их родственных связей.

Как нами указывалось уже в 1950 г., для эндотирид характерен еще один своеобразный способ формообразования — это запаздывание развития признака взрослых стадий в процессе индивидуального развития. Таким путем образуются *Glyphostomella* и *Pseudobradyina,* у которых дополнительные пластины появляются или только во взрослой стадии (только с последнего оборота), или, в случае псевдобрэдиин, одна пластина присутствует в последних 1—2 камерах лишь как рудиментарные образования.

Геологическое распространение и развитие во времени

Эндотириды существовали в течение верхней половины девонской, всей каменноугольной, пермской и триасовой (?) эпох. Развитие их происходило в определенных направлениях с образованием нескольких основных ветвей; таких ветвей, слагающихся из ряда более мелких ответвлений, намечается четыре. Каждую главную ветвь, характеризующуюся преимущественным развитием и специализацией определенных признаков, мы рассматриваем как отдельное подсемейство или даже семейство (фиг: 4). Таким образом, выделяются подсемейства Endothyrinae, Plectogyrinae и Endothyranopsinae и семейство Bradyinidae.

В пределах времени существования эндотирид намечаются 4 крупных этапа, характеризующиеся различной степенью эволюции эндотирид. Для первого этапа, охватывающего среднюю (?) и верхнюю части девона, характерно первое появление эндотирид и преимущественное развитие квазиэндотир. Второй этап отвечает турнейскому веку, начиная с которого эндотириды быстро развиваются; главную роль на этом этапе играют плектогиры, но еще со слабо дифференцированными признаками. Третий этап — визейский век, время наибольшего расцвета эндотиридей. В это время усиленно почти в равной мере развиваются эндотирины, плектогирины, эндотиранопсины и появляются брэдиины. Происходит наибольшая специализация признаков, появляется ряд новых родов, причем большинство из этих новых родов не выходит в дальнейшем за пределы этого этапа. Четвертый этап, наиболее длительный, охватывает время среднего и верхнего карбона, перми и триаса (?). В это время наблюдается угасание эндотирид, т. е. отсутствует появление качественно новых признаков; прогрессивно развиваются только брэдииниды, временем расцвета которых является первая половина этого этапа. Необходимо, однако, отметить, что эндотириды верхнего карбона, перми и триаса в настоящее время еще очень слабо изучены.

Указанные эволюционные этапы, несомненно, тесно связаны с циклами

осадконакопления, со сменами условий окружающей среды, влияние которой являлось, вероятно, одним из ведущих факторов развития эндотиридей.

Историческое развитие сем. Endothyridae, по-видимому, в разных бассейнах шло не совсем одинаковым путем, о чем будет сказано ниже. В настоящее время лучше всего изучен палеозой Русской платформы, и на этом материале легче всего проследить последовательное развитие эндотирид по выделенным этапам.

На Русской платформе первые «настоящие» эндотириды появляются с верхней части фаменского яруса, причем они сравнительно высоко организованы. Здесь интересно отметить, что близкие к ним виды, по данным М. Н. Соловьевой (1955), известны уже со среднего девона в районе Тянь-Шаня.

На первом этапе в фаменское время развивается преимущественно одна группа эндотиридей — *Endothyra communis* и *Quasiendothyra;* ее развитие идет в совершенно определенном направлении — в сторону уплощения раковины и образования плоской спирали, увеличения числа камер и оборотов, развития хомат и более тонкозернистой структуры стенки; у наиболее специализированных форм появляется внутренний стекловато-лучистый слой. В процессе развития этой группы отмечается интересный факт появления отдельных форм с выпрямленной спиралью и ситовидной апертурой. Эти признаки в дальнейшем развитии эндотирид получили значение родового порядка; в данном случае они, по-видимому, носят характер экологических морф или, возможно, связаны со старческой стадией.

Второму этапу в развитии эндотирид отвечает, как говорилось выше, турнейский век. В отношении времени всего развития эндотирид это самый короткий этап, но в истории их жизни очень важный. Со второго этапа впервые определяется подсем. Plectogyrinae, и оно начинает играть уже основную роль среди эндотирид. Начало второго этапа связано с новым циклом осадконакопления, с установлением иных условий окружающей среды, повлекших за собой вымирание специализированных видов фаменского века. У эндотирид развиваются и закрепляются новые признаки, качественно отличные от старых: плектогироидная спираль и экранный тип базальных отложений. По-видимому, подобные эндотириды явились наиболее прогрессивными для данного этапа, временно оттеснив плоскоспиральные формы с хоматами.

Интересно, что строение стенки у эндотирид в турнейский век еще очень однообразно. По данным О. А. Липиной (1955), в это время развиты эндотириды со структурой раковины почти исключительно двух типов. Это однослойные раковины однородно-«тонкозернистые» или неоднородно-зернистые (ложно «грубозернистые»); последняя структура — результат выделения участков, состоящих из скопления мелких зерен разной окраски, более светлой или темной; нередко в них наблюдаются отдельные, более крупные зерна, по-видимому агглютинированные. В единичных случаях О. А. Липина у турнейских эндотирид отмечала наличие стекловато-лучистого слоя и обособление тонкого, более темного слоя, окаймляющего стенку с одной или обеих сторон (непостоянные признаки у *Endothyra paracosvensis*). Как можно судить по описаниям эндотирид, приведенным О. А. Липиной, строение стенки у них в турнейском ярусе не имеет большого таксономического значения. В то время этот признак имел значение только видового (и то не всегда выдерживающегося) или еще более низкого ранга — признака разновидностей. По-видимому, в турнейское время признак структуры стенки находился еще в стадии становления.

Также не определился и характер спирали: одновременно развиты формы как с сильным отклонением осей навивания, так и со слабым (при других одинаковых признаках). По данным О. А. Липиной (1955), тип навивания спирали является одним из основных для турнейских эндотирид. Согласно этому признаку, О. А. Липина выделяет среди турнейских эндотирид две большие группы, объединяющие, с одной стороны, формы с высокой спиралью, а с другой — с низкой.

По О. А. Липиной, группы распадаются на подгруппы в зависимости от характера дополнительных отложений. Некоторые плектогиры не имеют дополнительных отложений (группы *Plectogyra latispiralis, Pl. inflata*); другие, наоборот, имеют специализированные дополнительные отложения в виде очень тонких, часто вогнутых гребней (группы *Plectogyra recta, Pl. tenuiseptata*); третьи — в виде округлых валиков (*Pl. tuberculata* Lip.). Тонкие вогнутые гребни свойственны почти исключительно турнейским формам (расцвет в кизеловском горизонте), только редкие формы с подобными дополнительными отложениями наблюдаются в визейском этапе (*Plectogyra obsoleta* Raus., *Pl. pauciseptata* Raus.). Плектогиры с тонкими гребнями представляют собой хорошую естественную группу и в дальнейшем, возможно, могут быть выделены как особый подрод. Ближе всего к визейским плектогирам стоят среди турнейских форм плектогиры группы *Plectogyra tuberculata* Lip.; по-видимому, они и явились основной исходной группой для визейских плектогир и развивались в сторону увеличения приустьевых валиков.

В Макаровском районе Южного Урала, в турнейских отложениях, Н. Е. Чернышевой (1940) были найдены своеобразные параэндотиры, характеризующиеся положением устья в средней части устьевой поверхности. Возможно, параэндотиры являются специализированными формами плектогир типа *Pl. spinosa* N. Tchern. и *Pl. costifera* Lip., у которых приустьевой гребень, передвигаясь к устью, переходит в нижнюю часть устьевой поверхности. По-видимому, таким же путем образовались карбонеллы из турнейелл с валиками. Следует отметить, что сходство между карбонеллами и параэндотирами вообще настолько велико, что встает вопрос об их тождестве.

Таким образом, турнейский этап развития эндотирид представлен на Русской платформе почти исключительно плектогиринами, признаки которых, с одной стороны, развиваются и закрепляются (базальные отложения), с другой — находятся в состоянии становления (характер стенки и спирали).

Третий этап в развитии эндотирид приходится на визейский ярус. С начала этого этапа закрепляются признаки, находившиеся ранее в периоде становления, и приобретают ведущее значение тип спирали, структура стенки, строение устьев и др.

Визейское время является временем наивысшего расцвета эндотирид, т. е. наибольшего количества их видов и особей. С этого времени обособляются последние главные ветви эндотирид — подсем. Endothyranopsinae и сем. Bradyinidae — и продолжают пышно развиваться плектогирины и эндотирины. В это время эндотириды достигают и наиболее крупных размеров по отношению к размерам форм всех других этапов.

В подсемействе эндотирин намечается развитие в трех направлениях. Первое — уплощение раковины и усиление признака эволютности (*Planoendothyra — Loeblichia*). Второе — развитие инволютности и расширение спирали с дальнейшей специализацией устьев (*Cribrospira — Janishewskina*). Третье направление связано также с развитием инволютности, но с сужением спирали (*Endothyra*). По-видимому, последняя группа

эндотирин дала начало примитивным представителям сем. Fusulinidae.

Параллельно с подсем. Endothyrinae в визейское время бурно развивается подсем. Plectogyrinae, давая ряд мелких ответвлений от основного ствола. В это время намечаются группы, эволюционирующие в определенных направлениях. Две группы развиваются в сторону образования тонкозернистой стенки с обособлением тектума, пористой стенки и валикообразных базальных отложений (группа *Plectogyra bradyi* и *Pl. omphalota*). Третья группа определяется развертыванием спирали и появлением ситовидного устья (род *Mikhailovella*). Четвертая группа, самая древняя, отделившаяся еще в верхней части турнейского яруса, обособляется вследствие специализации сложного строения стенки и образования малых углов отклонения хода спирали, обычно не превышающих 45°. Базальные отложения присутствуют в этой группе, по-видимому, только как рудиментарные образования (род *Globoendothyra*).

Специализированные формы подсем. Plectogyrinae существовали лишь короткие промежутки времени и в большей своей части вымерли в пределах визейского века.

Третья главная ветвь эндотиридей определяет направление развития своеобразной группы, отнесенной нами к новому подсем. Endothyranopsinae. Эндотиранопсины развиваются в сторону усиления способности к агглютинированию и образования плоскоспирального инволютного навивания. Развитие и расцвет эндотиранопсин приходится на визейское время; возможно, редкие эндотиранопсисы поднимаются выше, до средней части московского яруса (? *Endothyra eostaffelloides* Reitl.).

Четвертая ветвь эндотиридей (сем. Bradyinidae) обособляется, начиная с окского времени. Скорее всего ее можно рассматривать как резкое отклонение в сторону от эндотиранопсин вследствие образования в стенке раковин пор и особых интерсептальных пространств. Появление первого признака можно связать с определенной ориентировкой агглютинированных частиц. Образование второго, возможно, связано с дальнейшим развитием «двойных» септ у эндотиранопсин; кажущиеся двойные септы образуются у эндотиранопсин благодаря дополнительным отложениям по внешней поверхности септ.

Четвертый этап исторического развития эндотиридей характеризуется их угасанием, и только брэдиины развиваются в это время прогрессивно. Этап этот самый длительный, но, к сожалению, «мелкие» фораминиферы этого времени еще недостаточно изучены. В настоящее время все же можно сказать, что развитие эндотирид идет в сторону образования мелких уплощенных раковин, обычно полуэволютных с довольно упрощенным строением стенки. Наблюдаются два типа стенки: однородно-тонкозернистая и неоднороднозернистая, иногда с лучистым слоем, явно агглютинированные частицы в стенке отсутствуют. Дополнительные отложения обычно слабо развиты или отсутствуют совсем, особенно начиная с верхнего карбона. Чаще всего дополнительные отложения выстилают сплошным слоем или с небольшими выступами основания оборотов и заполняют боковые части камер. Наиболее мощные дополнительные отложения наблюдаются у эндотирид нижней части среднего карбона. В четвертом этапе основное развитие получают плектогиры.

Брэдиины с начала четвертого этапа быстро эволюционируют, достигая своего расцвета в московском веке. Развитие их проходит главным образом в двух направлениях. В первом случае происходит увеличение массивности раковин, сопряженной с крупными размерами, многочисленными камерами, толстой стенкой, крупными порами. У таких форм интерсептальные пространства узкие и развиты с самых первых камер.

Другое направление проявляется в образовании небольших «легких» раковин с тонкой стенкой, тонкими порами и малым числом камер. Форма у таких раковин или близкая к шарообразной, или сильно уплощенная; интерсептальные пространства становятся широкими и развиты только во взрослой стадии, а у специализированных форм (псевдобрэдиины) вообще отсутствуют. Собственно качественно новых признаков брэдиины в четвертом этапе не приобретают, в основном происходят «количественные» изменения признаков, как-то переход к простым тонким порам, расширению интерсептальных пространств, уменьшению способности к агглютинированию и т. д.

Указанные выше четыре этапа исторического развития надсем. Endothyridea, выделенные на материале Русской платформы, по-видимому, будут прослеживаться и на Урале.

Как шло развитие эндотиридей за пределами Урала и в более восточных частях Советского Союза, сказать пока трудно в связи с недостаточной изученностью микрофауны этих областей. Наиболее подробно в настоящее время в литературе освещена нижняя часть нижнекаменноугольных отложений Кузнецкого бассейна (Лебедева, 1954). Выделенные здесь комплексы фораминифер позволяют говорить об ярусных аналогах с Русской платформой; выделяется турнейский комплекс фораминифер и нижневизейский, но граница между ними не четкая. Особенностью турнейского комплекса фораминифер Кузнецкого бассейна (тайдонская и фоминская? зоны) является преобладание форм с высокой спиралью, слабое развитие форм с низкой спиралью и дополнительными отложениями типа вогнутых экранов и обособление двух особых ветвей эндотиридей, характеризующихся специфическим навиванием. Одна из этих ветвей идет в сторону специализации плоскоспирального, полуэволютного навивания, иногда развиваются хоматы или псевдохоматы, другая — в направлении образования совершенно своеобразной спирали: вначале плоской, отчасти, возможно, эволютной, а в конце роста резко меняющей свою плоскость навивания (половина оборота или целый оборот *Endothyra? fomichaensis* Leb.) [1].

Начало нового этапа в развитии фораминифер в Кузнецком бассейне, по-видимому, следует считать с подъяковской зоны, где комплекс фораминифер значительно обновляется. Начиная с этого времени закрепляется типичная плектогироидная спираль (группа *Endothyra globulus*), появляются плоскоспиральные формы со слабым колебанием оси навивания типа «настоящих» эндотир, но в то же время имеющие в последних камерах вогнутые экраны (*Endothyra rotayi* Leb.), развиваются своеобразные плоскоспиральные формы с псевдохоматами, с одной стороны напоминающие эндотир группы *End. crassa,* с другой — параштаффелл; у некоторых эндотиридей наблюдается дифференциация строения стенки; в среднем у всех эндотиридей увеличиваются общие размеры раковин.

Таким образом, и в визейское время развитие эндотиридей в Кузнецком бассейне, по-видимому, шло также несколько своеобразно (что связано со значительным развитием местных форм), хотя здесь и прослеживаются некоторые особенности, свойственные эндотиридеям этого времени Русской платформы (типы спирали, начало дифференциации стенки, характер дополнительных отложений). Правда, о полном сравнении здесь говорить трудно, так как на Русской платформе отложения нижней части визейского яруса, а в Кузнецком бассейне — в более верхней его части выражены в неблагоприятных для фораминифер фациях.

[1] Группа эндотир типа *Endothyra? fomichaensis* Leb. выделены нами в «Основах палеонтологии», т. I, как особый подрод плектогир — *Plectogyrina.*

Недавно вышедшая работа Е. Целлера (Zeller, 1950), в которой разбирается филогенетическое развитие эндотиридей миссисипских и пенсильванских отложений разных местностей Северной Америки, дает интересный материал для сравнения путей развития эндотиридей восточной и западной зоогеографических провинций. В нижних двух свитах миссисипских отложений (киндерхук и осейдж), приблизительно соответствующих турнейскому ярусу, согласно Целлеру, развиты исключительно мелкие плектогиры с высокой спиралью без дополнительных базальных отложений; слабые базальные отложения появляются у отдельных форм только в самой верхней части. В свите киндерхук отмечаются формы типа *Plectogyrina*. В средней свите мерамек (в основном визейский ярус) эндотиридеи достигают наибольших размеров, одновременно с плектогироидными формами появляются плоскоспиральные (*Endothyra* — по Целлеру), начинает развиваться экранный тип базальных отложений (валики во внутренних оборотах и тонкий гребень в последних оборотах). Появляются эндотиридеи типа *Endothyra rotayi* Leb. В верхней зоне миссисипских отложений (честер) снова развиты только плектогиры, причем валики их начинают сливаться в сплошную полосу. Эндотиры исчезают, но появляются миллереллы. В пенсильванских отложениях отмечаются формы с септами типа фузулинид (многочисленные и прямые) с малыми углами отклонений и массивной сплошной полосой базальных отложений (формы, возможно, близкие к нашим *Endothyra eostaffelloides* Reitl.).

В Северной Америке основную массу эндотирид миссисипских отложений составляли плектогиры, причем развитие у них базальных отложений, по-видимому, начиная со времени мерамек, шло в том же направлении, как и у плектогир визейского этапа Русской платформы. Своеобразные эндотиры, описанные из свиты мерамек, вероятно, частично соответствуют роду эоштаффелла в нашем понимании.

Сравнивая направление развития эндотирид в нижнекаменноугольных отложениях Северной Америки и Русской платформы, можно видеть, что развитие это шло несколько иными путями и что направление эволюции североамериканских эндотирид более сходно с таковым в Кузнецком бассейне. Все же в пределах миссисипских отложений Северной Америки, так же как и в одновозрастных отложениях Русской платформы в целом, намечаются два крупных этапа в развитии эндотиридей: нижний, отвечающий примерно турнейскому веку, и верхний — визейскому (хотя в пределах этих этапов Северной Америки и Русской платформы пути развития эндотиридей были и несколько иные).

ВЫВОДЫ

Изучение особенностей развития эндотиридей во времени позволяет сделать некоторые общие выводы.

В процессе эволюции основные морфологические признаки эндотиридей изменялись, проходили стадии становления и закрепления. Таксономическое значение признаков в процессе исторического развития эндотиридей менялось от низшего порядка до высших категорий, т. е. от значения признаков морф до семейств и надсемейств. Признаки, находившиеся в стадии становления, обычно имели более низкое систематическое значение, закрепившиеся признаки — более высокое. При оценке таксономической значимости какого-либо признака необходимо учитывать весь комплекс признаков, свойственных данному организму, а также этап исторического развития, на котором данный организм находится.

В процессе развития эндотиридей выделяются определенные исторические этапы, характеризующиеся различными темпами эволюции и определенными комплексами ведущих признаков. Наибольшее разнообразие признаков, наиболее крупные размеры, наибольшее число особей наблюдается в этапе, соответствующем времени расцвета данной группы. Эти этапы и изменение в их пределах, несомненно, тесно связаны с циклами осадконакопления, со сменой условий окружающей среды.

Изучение онтогенезов отдельных видов и родов среди эндотиридей и изменений признаков в филогенезе позволяет выделить 4 большие группы видов, представляющих в историческом развитии 4 основные ветви, отходящие от общего ствола. Каждая такая ветвь может быть рассмотрена как особое подсемейство, а при наиболее резком расхождении признаков и несовпадении во времени периодов расцвета,— как семейство. Развитие каждой ветви или подсемейства идет в направлениях последовательного усиления обычно одного или нескольких ведущих признаков, свойственных данной группе. В то же время в пределах различных ветвей направление развития может совпадать и могут появляться и развиваться формы со сходными признаками, образующие как бы параллельные ряды. Так, в пределах подсем. Endothyrinae наблюдается развитие в направлении становления плоской спирали, эволютности или инволютности оборотов, образования дополнительных отложений и потери их, а также в направлении дифференциации стенки и появления пор. Специализация признаков идет в сторону образования многочисленных и сложных устьев. Непостоянным признаком является выпрямление. Подсем. Plectogyrinae развивается в тех же направлениях — изменение плектогироидной спирали, усиление эволютности оборотов, образование дополнительных отложений с последующей их потерей, развитие дифференцированной пористой стенки. Специализация выражается в образовании сложных устьев. Выпрямление наблюдается как постоянный признак. Непостоянным признаком является способность к агглютинированию посторонних частиц. У подсем. Endothyranopsinae эволюция идет в направлении развития плоской спирали, инволютности, усиления агглютинирующей способности, развития дополнительных отложений. Ветвь брэдиинид как бы дополняет ветвь эндотиранопсин развитием пористой стенки и сложных устьев. Одна из боковых ветвей эндотирин ведет к образованию фузулинид; фузулинидообразные формы, возможно, могли образовываться также и в конце ветви эндотиранопсин (? *Endothyra eostaffelloides*).

К конечным этапам развития указанных филогенетических ветвей специализированные формы вымирают, резкое расхождение признаков сглаживается и остаются более примитивно устроенные и обычно принадлежащие к наиболее широко распространенным группам виды.

Развитие в параллельных направлениях и появление форм с промежуточными признаками наблюдается, как в отдельных филогенетических ветвях надсем. Endothyridea, так и у форм родственного сем. Tournayellidae, например, появление в конце отдельных ветвей форм с многочисленными и сложными устьями, дифференциацией и специализацией стенки, с развитием однотипных дополнительных отложений и т. д.

Изучение развития эндотиридей в пространстве позволяет говорить о существовании несколько различных путей в развитии этой группы в разных бассейнах (западной и восточной зоогеографических провинциях). Однако в целом крупные этапы развития эндотиридей во времени, повидимому, могли совпадать, как видно на примере нижнекаменноугольных отложений Русской платформы и Северной Америки. Так, турнейский этап Русской платформы и свиты киндергук и осейдж содержат

преимущественно мелкие формы плектогироидного завивания, а визейский этап и свиты мерамек и честер — крупные формы плектогироидного и плоскоспирального навивания.

ЛИТЕРАТУРА

Богданович А. К. Милиолиды и пенероплиды. В кн.: Ископаемые фораминиферы СССР. Л.— М., Гостоптехиздат, 1952.

Быкова Е. В. Фораминиферы, радиолярии девона Волго-Уральской области и Центрального девонского поля и их значение для стратиграфии. Тр. Всес. научно-иссл. геологоразвед. инст., нов. сер., 1955, вып. 87.

Виссарионова А. Я. Группа *Endothyra globulus* Echwald из визейского яруса нижнего карбона Европейской части Союза. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1948, вып. 62.

Гроздилова Л. П. и Лебедева Н. С. Фораминиферы нижнего карбона и башкирского яруса среднего карбона Колво-Вишерского края. В кн.: Микрофауна СССР, сб. 7. Л., Гостоптехиздат, 1954.

Даин Л. Г. Турнейеллиды. В кн.: Ископаемые фораминиферы СССР. Л.— М., Гостоптехиздат, 1953.

Догель В. А. Общая протистология. М., «Сов. наука», 1951.

Лебедева Н. С. Фораминиферы нижнего карбона Кузнецкого бассейна. Тр. Всес. научн.-иссл. геологоразвед. инст., 1954, сб. VII.

Липина О. А. Фораминиферы турнейского яруса и верхней части девона Волго-Уральской области и Западного склона Среднего Урала. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1955, вып. 163.

Мёллер В. И. Спирально-свернутые фораминиферы каменноугольного известняка России. Материалы для геол. России, 1878, 8.

Мёллер В. И. Фораминиферы каменноугольного известняка России. Материалы для геол. России, 1880, 9.

Михайлов А. В. К вопросу филогении каменноугольных фораминифер. Изв. Ленингр. гл. гидро-геол. треста, 1935, № 2-3 (7-8).

Михайлов А. В. К характеристике родов нижнекаменноугольных фораминифер территории СССР. Сб. Гл. геол. упр., 1939, № 3.

Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие (в печати).

Раузер-Черноусова Д. М.$_1$ Нижнекаменноугольные эндотиры группы *Endothyra crassa* и близкие к ним формы. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1948, вып. 62.

Раузер-Черноусова Д. М.$_2$ О некоторых эндотирах группы *Endothyra brady* Mikhailov. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1948, вып. 62.

Раузер-Черноусова Д. М.$_3$ Род *Cribospira* Moeller. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1948, вып. 62.

Раузер-Черноусова Д. М. Об онтогенезе некоторых палеозойских фораминифер. Тр. Палеонт. инст. Акад. наук СССР, 1949, 20.

Раузер-Черноусова Д. М., Беляев Г. М. и Рейтлингер Е. А. Верхнепалеозойские фораминиферы Печорского края. Тр. Полярной комиссии, 1936, вып. 28.

Раузер-Черноусова Д. М., Беляев Г. М. и Рейтлингер Е. А. О фораминиферах каменноугольных отложений Самарской луки. Тр. Нефт. геологоразвед. инст., нов. сер., 1940, вып. 7.

Раузер-Черноусова Д. М. и Фурсенко А. В. Определитель фораминифер нефтеносных районов СССР. Часть первая, Л.— М., Гл. ред. горно-топл. лит., 1937.

Рейтлингер Е. А. Фораминиферы среднекаменноугольных отложений Центральной части Русской платформы. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1950, вып. 126.

Рейтлингер Е. А. Девонские фораминиферы некоторых разрезов восточной части Русской платформы. Палеонтол. сборник, 1954, вып. 1.

Соловьева М. Н. О фораминиферах девонских отложений Тянь-Шаня. Докл. Акад. наук УзССР, 1955, № 5.

Фурсенко А. В. Об эволюции фораминифер в связи с проблемами стратиграфии нефтяных месторождений. Вестн. Ленингр. унив., 1950, № 2.

Чернышева Н. Е. К стратиграфии нижнего карбона Макаровского района Южного Урала по фауне фораминифер. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, 1940, 18, № 5—6.

Шлыкова Т. И. Фораминиферы визейского и намюрского ярусов нижнего карбона западного крыла Подмосковной котловины. В кн.: Стратиграфия и микрофауна нижнего карбона Западного крыла Подмосковной котловины. Л.— М., Гостоптехиздат, 1951.

Brady H. B. A monograph of Carboniferous and Permian Foraminifera. Palaeontol. Soc. London, 1876.

Brown T. The elements of fossil conchology. London, 1843.
Cummings R. New genera of Foraminifera from the British Lower Carboniferous. Journ. Wash. Acad. Sci., 1955, **45**, N 1.
Cushman J. Foraminifera, their classification and economic use. 4 ed., Cambridge, Mass., 1950.
Galloway J. J. A manuel of Foraminifera. Bloomington, Indiana, 1933. (James Furman Kemp memorial, ser. publ., N 1).
Glaessner M. Principles of micropaleontology. N. Y., 1945.
Glaessner M. Taxonomic, stratigraphic and ecologic studies of foraminifera and their interrelations. Micropalaeontology, 1955, **1**, N 1.
Phillips J. On the remains of microscopic animals in the rocks of Yorkshire. Proc. Geol. a. Polytechn. Soc. West Riding, Yorkshire, 1846, **2**.
Plummer H. J. Smaller Foraminifera in the Marble Falls, Smithwix, and lower Strawn strata around the Llano uplift in Texas. Univ. Texas Publ., 1945, N 4401.
Scott H., Zeller E. a. Zeller D. The genus *Endothyra*. Journ. Palaeontol., 1947, **21**, N 6.
Wood A. The structure of the wall of the test in the Foraminifera, its value in classification. Quart. Journ. Geol. Soc. London., 1949, pt. 2, **104**, N 414.
Zeller E. G. Stratigraphic significance of Mississipian endothyroid Foraminifera. Univ. Kansas Palaeontol. Contrib., Protozoa. 1950.
Zeller D. E. Endothyroid Foraminifera and ancestral Fusulinids from the type Chesteran (Upper Mississippian). Journ. Palaeontol., 1953, **27**, N 2.

А. К. БОГДАНОВИЧ

(Грозненский нефтяной научно-исследовательский институт)

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ *QUINQUELOCULINA KONKENSIS* ИЗ КОНКСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПРЕДКАВКАЗЬЯ И СООБРАЖЕНИЯ О САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ РОДА *ADELOSINA* ORB.

Глинистые глубоководные отложения конкского горизонта Крымско-Кавказской области небогаты остатками макрофауны и могут быть выделены в разрезах буровых скважин почти исключительно на основании находок характерных фораминифер и спириалисов (Богданович, 1949; Жижченко, 1940). К числу видов, довольно постоянных для этих отложений на Кубани и Керченском полуострове, относится новый вид квинквелокулин, названный мною *Quinqueloculina konkensis* sp. nov.

Раковины нового вида отличаются овальными очертаниями, у основания они округлые или закругленно-угловатые, в устьевой части вытянутые в небольшое, явственно выраженное горлышко. Длина раковин превышает их ширину почти в 2 раза. Периферический край закругленно- или заостренно-угловатый, не килеватый, как исключение усеченный и тупой. Со стороны устья раковины имеют треугольные или неправильно овальные очертания. Снаружи видно пять, реже четыре камеры. Многокамерная сторона раковин обычно выпуклая с выступающими в виде гребней срединными камерами (табл. I, фиг. 3, 5*а*, *б*, *в*) или слабо выпуклая с более или менее ровной поверхностью (табл. I, фиг. 4*а*, *б*). Малокамерная сторона уплощенная, как исключение даже слегка вогнутая с углубленно расположенной, реже заметно выступающей четвертой камерой. Последняя иногда полностью объемлется конечной камерой (табл. I, фиг. 5*в*).

Камеры трубчатые, заметно изогнутые и значительно сжатые с боковых сторон, в поперечном сечении с треугольными, реже неправильно четырехугольными очертаниями (табл. II, фиг. 6, 7). Ширина камер более или менее одинакова по всей их длине, иногда несколько больше у основания. В устьевой части камеры сужаются в невысокое, обычно прямо расположенное, реже изогнутое горлышко длиной до 0,1—0,2 мм. Шовные линии, как правило, явственные, заметно вогнутые.

Устье расположено в конце горлышка; обычно устье прямое, реже наклонное. Очертания устья округлые; зуб небольшой, палочкообразный, не раздваивающийся, иногда слабо развитый (табл. I, фиг. 4*б*, 5*в*).

Стенка известковистая, довольно толстая, фарфоровидная, блестящая или матовая, обычно гладкая, реже снабженная немногочисленными, продольными ребрышками (табл. I, фиг. 7).

Что касается микроструктуры стенки, то она различима с достаточной отчетливостью в поляризованном свете при увеличении около 800 раз. Стенка имеет ясно выраженный микрозернистый характер и состоит из мельчайших плотно прилегающих одно к другому зерен кальцита с диаметром не более 1—2 μ. Зерна неправильно округлой, нередко запятовидной или червеобразной формы, расположенные без сколько-нибудь заметной ориентировки.

Длина взрослых, хорошо развитых раковин достигает обычно 1,3—1,5 мм, и лишь изредка превышает 2,0 мм, ширина раковин колеблется в пределах от 0,6 до 0,8 мм, толщина — около 0,3—0,4 мм.

Изучение возрастных изменений описываемого вида показало, что онтогенез его делится довольно явственно на три стадии развития (Богданович, 1952, стр. 25). Наиболее ранняя из них, или личиночная, резко отличается от последующих стадий развития и представлена обычно двумя камерами. Первая из камер, начальная, имеет округлую форму и снабжена очень тонкой, легко ломающейся при шлифовании стенкой (табл. II, фиг. 1, *нк*). Следующая за нею трубчатая камера свернута плоскоспирально и почти полностью охватывает начальную, оставляя обычно открытой незначительную часть ее стенки в виде небольшого пупка (табл. I, фиг. 1*а*). Указанная трубчатая камера достигает по длине не менее одного оборота (иногда до 1,3 оборота, как на табл. II, фиг. 1), отличается уже более толстой стенкой и заканчивается маленьким, обычно выпрямляющимся горлышком. Устье снабжено небольшим зачаточным зубом в виде бугорка.

Описанная двухкамерная личиночная раковина имеет линзовидную форму и при рассматривании с боковой стороны напоминает реторту (табл. I, фиг. 1*а*). Периферический край таких раковин угловатый или даже заостренно-килеватый. Диаметр не превышает обычно 0,3—0,5 мм, толщина — не более 0,15—0,20 мм.

Следующая, юношеская, стадия развития отличается уже присутствием камер, свернутых клубкообразно и расположенных в пяти взаимно пересекающихся плоскостях, по две в обороте, т. е. в «квинквелокулиновом» порядке. Следует отметить при этом, что первая камера юношеской стадии может лежать либо в плоскости навивания предшествующей, спиральной камеры (табл. II, фиг. 3, 6), либо под некоторым углом к ней (табл. II, фиг. 5, 7). Для юношеских раковин характерны заостренность периферического края и наличие очень мелких зубов; кроме того, средние камеры выступают здесь обычно в виде явственных острых гребней (табл. I, фиг. 2, 3). Камеры на поперечном сечении имеют в большинстве случаев хорошо выраженные треугольные очертания с более или менее заостренной спинной стороной. Число камер доходит у юношеских форм до 5—6; величина раковин достигает 0,6—0,8 мм.

На взрослой стадии развития, отвечающей раковинам с 7—9 клубкообразно-свернутыми камерами, периферический край заметно притупляется, поперечные сечения камер обнаруживают треугольные и четырехугольные очертания, однако в первом случае спинная сторона их не заостренная, а тупая, округлая или неправильно усеченная. Зубы достигают своего полного развития и принимают палочковидные очертания. Размеры взрослых раковин доходят обычно до 1,3—1,5 мм.

Интересно отметить, что в имевшемся у нас материале были обнаружены две раковины, отличающиеся весьма крупными размерами (длиной до 2,0 и 2,3 мм) и аномальным развитием последних двух камер. Как это видно из фиг. 8 табл. I, камеры эти отличаются несколько неправильной формой, неровными очертаниями и присутствием не свойственных

описанному виду бугорчатых наростов стенки. Не лишено вероятности, что появление подобных аномально развитых камер вызвано процессами старения животного и может в какой-то мере соответствовать «старческой» стадии онтогенеза.

Что касается изменчивости раковин у взрослых особей, то она проявляется наиболее заметно в степени их выпуклости. Можно различать два типа раковин: один из них, наиболее распространенный, отличается значительно выпуклыми раковинами с резко выступающими в виде гребней срединными камерами (табл. I, фиг. 5*а*); другой тип, реже встречающийся, характеризуется более или менее уплощенными раковинами без выступающих срединных камер (табл. I, фиг. 4*а*). Изучение этих раковин в поперечных сечениях показало, что выпуклые раковины построены по квинквелокулиновому типу, при котором камеры, последовательные по времени образования (не смежные!), расположены под углом в 144° (табл. II, фиг. 6). У уплощенных же раковин последние 2 камеры расположены по отношению одна к другой под углом, близким к 180°, т. е. лежат почти в одной плоскости (табл. II, фиг. 7). Подобное расположение камер напоминает так называемый «массилиновый» тип строения милиолид и в рассматриваемом случае не выходит за пределы внутривидовой изменчивости.

К сказанному следует добавить, что на исследованных мною сечениях раковин «идеальные» углы в 144° встречаются вообще довольно редко. В подавляющем числе случаев приходится иметь дело с углами, величина которых колеблется довольно равномерно в пределах от 135 до 155°. Иногда уменьшение или возрастание величины углов достигает еще больших размеров. Однако весьма интересно, что в подобных случаях уменьшение одного угла нередко компенсируется увеличением другого, следующего за ним. Так, на табл. II, фиг. 6, угловое расстояние между камерами *II* и *III* равно всего лишь 85°, а между камерами *III* и *IV* — уже 192°. В сумме мы получаем угол в 277°, что весьма близко удвоенному угловому расстоянию для камер квинквелокулин, последовательных по времени образования, т. е. углу в 288° (2 × 144°).

К числу варьирующих признаков раковин описываемого вида принадлежат, кроме того, длина устьевого горлышка и степень его изогнутости (табл. I, фиг. 5*а*, 7), строение зуба (от слабо развитого бугорчатого зуба до отчетливо выраженного, палочковидного) и характер поверхности стенки. Последняя бывает чаще всего гладкой, лишенной скульптурных украшений, иногда же стенка снабжена небольшими, очень тонкими, короткими ребрышками и бороздками, расположенными продольно у основания камер или вблизи устьевого горлышка (табл. I, фиг. 5*а*). Реже встречаются раковины с более явственно выраженными ребрышками (f. *costata* на табл. I, рис. 7). Было обнаружено также несколько аномально развитых особей, у которых последняя камера значительно отстоит от раковины, образуя с ней угол в 40—50°. Подобные формы довольно сходны внешне с представителями рода *Flintina* (табл. I, фиг. 6).

Анализ внутреннего строения раковин показал, что они содержат сравнительно крупные начальные камеры с диаметром в 0,9—0,12 мм и даже 0,16—0,18 мм. Подобные размеры начальных камер позволяют относить эти раковины соответственно к первому и второму мегалосферическим поколениям — A_1 и A_2 по И. Гофкеру (Hofker, 1930). Представители микросферических форм в имевшемся у меня материале не были обнаружены.

Описанный вид не имеет родственных и сколько-нибудь сходных форм среди миоценовых квинквелокулин Кавказа и Крыма. Зато в довольно

близких генетических отношениях он стоит с *Quinqueloculina longirostra* Orb. и *Q. maria* Orb. из тортонских отложений Венского бассейна (Orbigny, 1846). Отличием первого из названных видов является сильно заостренный, килеватый периферический край; второй же отличается присутствием на последних камерах 2—3 крупных боковых дополнительных килей.

Заслуживает вместе с тем внимания, что описанные выше личиночные и ранние, юношеские раковины описываемого вида обнаруживают необыкновенное сходство с представителями рода *Adelosina* Orbigny (1826). Сходство это настолько велико, что подобные раковины принимались нами ранее за аделозин, близких к *A. laevigata* Orb. из тортона Венского бассейна (Orbigny, 1846, стр. 302, табл. XX, фиг. 22—24) [1]. В связи с этим, естественно, встает вопрос, в чем же состоит различие квинквелокулин и аделозин и являются ли последние вообще самостоятельным родом.

Если обратиться к работе А. Орбиньи за 1846 г., то станет ясно, что к характерным особенностям аделозин этот автор относит прежде всего спиральное строение молодых (личиночных) раковин. Взрослые формы построены, согласно Орбиньи, по квинквелокулиновому типу и ничем от представителей рода *Quinqueloculina* не отличаются. Однако указанный автор там же добавляет, что «взрослое состояние *Adelosina* является большой редкостью» (Orbigny, 1846, стр. 301) и что развитие аделозин исчерпывается обычно двухкамерной стадией.

В последующих работах В. Вильямсона (Williamson, 1858), У. Паркера, Т. Джонса и Х. Брэди (Parker, Jones a. Brady, 1865), О. Терквема (Terquem, 1878, 1882), Х. Брэди (Brady, 1884) и некоторых других авторов род *Adelosina* не получил признания и рассматривается всего лишь как ранняя стадия *Quinqueloculina* (*Miliolina*). Однако уже в 1886 г. С. Шлюмберже (Schlumberger) пытается восстановить самостоятельность *Adelosina*. В отличие от А. Орбиньи, этот автор принимает прежде всего, что аделозинам свойственны хорошо развитые взрослые особи с большим числом камер. Кроме того, С. Шлюмберже различает среди исследованных им раковин микро- и мегалосферические формы. Характерные признаки рода *Adelosina* проявляются, по мнению этого автора, исключительно на ранних стадиях мегалосферической генерации и заключаются в том, что начальная камера полностью объемлется последующей спирально-плоскостной камерой и образует с нею своеобразную по форме «чечевицеобразную» раковину («disque lenticulaire»). Что касается микросферических особей, то строение их, по С. Шлюмберже, ничем не отличается от квинквелокулин. Автор подчеркивает при этом, что благодаря указанному характеру мегалосферических раковин аделозины четко отличаются от всех прочих милиолид (Schlumberger, 1886, стр. 547).

Сходную точку зрения относительно характерных признаков этого рода находим и в более поздних исследованиях Л. Румблера (Rhumbler, 1906) и Г. Визнера (Wiesner, 1931). По мнению второго из названных авторов, для представителей *Adelosina* показательны не только особенности строения их мегалосферических раковин, но и наличие хорошо выраженного устьевого горлышка (Wiesner, 1931, стр. 65). В известной сводке Дж. Геллоуэя (Galloway, 1933) аделозины также характеризуются

---

[1] Названный вид отличается главным образом крупными размерами своих раковин и присутствием у начальных камер хорошо выраженного трубчатого придатка [«эмбрионального канала» по Г. Визнеру (Wiesner, 1931)].

присутствием раннего спирально-закрученного отдела раковины, который автор называет «нуклеоконхом». Камеры взрослых раковин могут быть расположены не только в квинквелокулиновом порядке, но, как утверждает Дж. Геллоуэй, и по типу спиролокулин. Следует отметить попутно, что родовое название *Adelosina* переименовано автором на основании закона приоритета в *Retorta* — название, данное этому роду еще в 1784 г. в старинном исследовании Г. Уокера и У. Бойса (Walker a. Boys).

Основываясь на приведенных работах, можно придти к тому выводу, что главное отличие аделозин от квинквелокулин и вообще от всех прочих представителей милиолид состоит в строении личиночных стадий мегалосферической генерации, т. е. в наличии у аделозин трубчатой спирально-плоскостной камеры, полностью объемлющей начальную и образующей с нею характерную ретортовидную раковину (так называемый нуклеоконх Геллоуэя или «disque lenticulaire» Шлюмберже). Достаточно ли, однако, указанного признака, чтобы говорить с уверенностью о самостоятельности рода *Adelosina*? Нам представляется, что на этот вопрос следует ответить скорее отрицательно. Во-первых, сомнительна сама по себе возможность выделения того или иного рода фораминифер по признакам одной только мегалосферической генерации. Во-вторых, приведенные для аделозин особенности строения их личиночных раковин не могут иметь значения родовых признаков, поскольку они прослеживаются, вопреки мнению С. Шлюмберже, и у некоторых других милиолид. Так, например, ранние стадии развития многих видов артикулин представлены у мегалосферических форм теми же «ретортовидными» раковинами с 1—2 спирально-плоскостными камерами, образующими около одного оборота и полностью или частично объемлющими начальную камеру (Богданович, 1952, стр. 190—191, табл. XXXI, рис. 3, 5, 6; табл. XXXII, рис. 1, 3, 6*а*, 8). Довольно сходное строение имеют мегалосферические раковины догиелин с редуцированным «клубкообразным» отделом (Богданович и Дидковский, 1951, рис. 3). Хорошо выраженную ретортовидную стадию можно увидеть также на рисунке *Nodobaculariella contracta* в работе Терквема (Terquem, 1882, стр. 46, табл. II, рис. 21) [1]. То, что изображенная раковина является мегалосферической, с очевидностью вытекает из крупных размеров ее ранней части.

Из приведенных примеров можно заключить, что описанная ретортовидная стадия присуща мегалосферическим генерациям и некоторых других родов милиолид и относится скорее к категории внутривидовых признаков. К сказанному следует добавить, что в новейших работах аделозины рассматриваются как молодые стадии квинквелокулин и самостоятельного значения не имеют (см., например, сводку Дж. Кешмэна за 1950 г.). Все вместе взятое заставляет меня воздержаться от выделения аделозин в особый род и относить известные под этим названием формы к роду *Quinqueloculina*.

Переходя к вертикальному и пространственному распределению описанного вида, отмечу, что находки его приурочены к конкским отложениям почти всего Западного Предкавказья и Керченского полуострова. В нижней части конкского горизонта, или в так называемых картвельских слоях (Давиташвили, 1933), вид этот встречается весьма редко и известен пока лишь в Кудакинском и Варениковском районах Кубани. Здесь *Quinqueloculina konkensis* обнаружена в глинах с редкими находками тонкостенных фолад. В верхней части конкского горизонта описан-

[1] Терквем относит этот вид ошибочно к роду *Vertebralina*.

ный вид встречается более часто и входит в состав двух основных ископаемых сообществ (ориктоценозов). Первое из них, приуроченное к глинистым, сравнительно глубоководным отложениям, представлено почти исключительно фораминиферами с преобладающими *Bulimina elongata* Orb., *Bolivina* sp., *Angulogerina* sp., *Articulina konkensis* Bogd., *Nodobacullariella konkensis* Bogd. и редкими спириалисами. Это сообщество установлено мною в Кудакинском, Медовском, Смоленском и Кутаисском районах Северного Кавказа, а также на Керченском полуострове. Второе сообщество, состоящее из многочисленных фораминифер (главным образом представителей милиолид, булиминид и полиморфинид), остракод, мшанок и редких морских ежей и моллюсков (*Syndesmia scythica* Sok. var. *konkensis* Ossip., *Syndesmia* sp.), является более мелководным и известно пока из песчано-глинистых отложений по р. Фарс (Богданович, 1949). В первом из описанных сообществ *Quinqueloculina konkensis* играет скорее подчиненную роль, во втором же встречается довольно часто и представлена всеми описанными выше стадиями развития ее раковин.

В заключение привожу диагноз описанного в статье нового вида.

Род *Quinqueloculina* Orbigny, 1826

Quinqueloculina konkensis sp. nov.

Табл. I, фиг. 1—5; табл. II, фиг. 1—8

Голотип хранится в коллекции ГрозНИИ за № 100, происходит из конкских отложений р. Фарс (Западное Предкавказье).

Раковины овальные, плоско-выпуклые, у основания округлые или слегка угловатые, в устьевой части вытянутые в горлышко. Длина превышает ширину почти в 2 раза. Периферический край закругленно- или заостренноугловатый, изредка усеченный. Снаружи видно 4—5 камер, из числа которых срединные выступают нередко в виде гребней. Камеры трубчатые, заметно изогнутые, в поперечном сечении треугольные или неправильно четырехугольные. Швы явственные, заметно вогнутые. Устье округлое, прямое или наклонное с небольшим палочкообразным зубом. Стенка известковистая, фарфоровидная, гладкая, иногда снабженная немногочисленными, продольными ребрышками. Длина — обычно около 1,3—1,5 мм, ширина — 0,6—0,8 мм, толщина — 0,3 — 0,4 мм.

Встречается в конкских отложениях Западного Предкавказья и Керченского полуострова.

ЛИТЕРАТУРА

Богданович А. К. О микрофауне из конкских отложений по р. Фарс (Северный Кавказ). Докл. Акад. наук СССР, 1949, 67, № 4.

Богданович А. К. Ископаемые фораминиферы СССР. Милиолиды и пенероплиды. Тр. Всес. научно-иссл. геологоразвед. инст., 1952, вып. 64.

Богданович А. К. и В. Я. Дидковский. О новом виде фораминифер — *Dogielina kaptarenko* sp. nov. из среднесарматских отложений Украины. Геол. журн. Акад. наук Укр. ССР, 1951, 2, вып. 3.

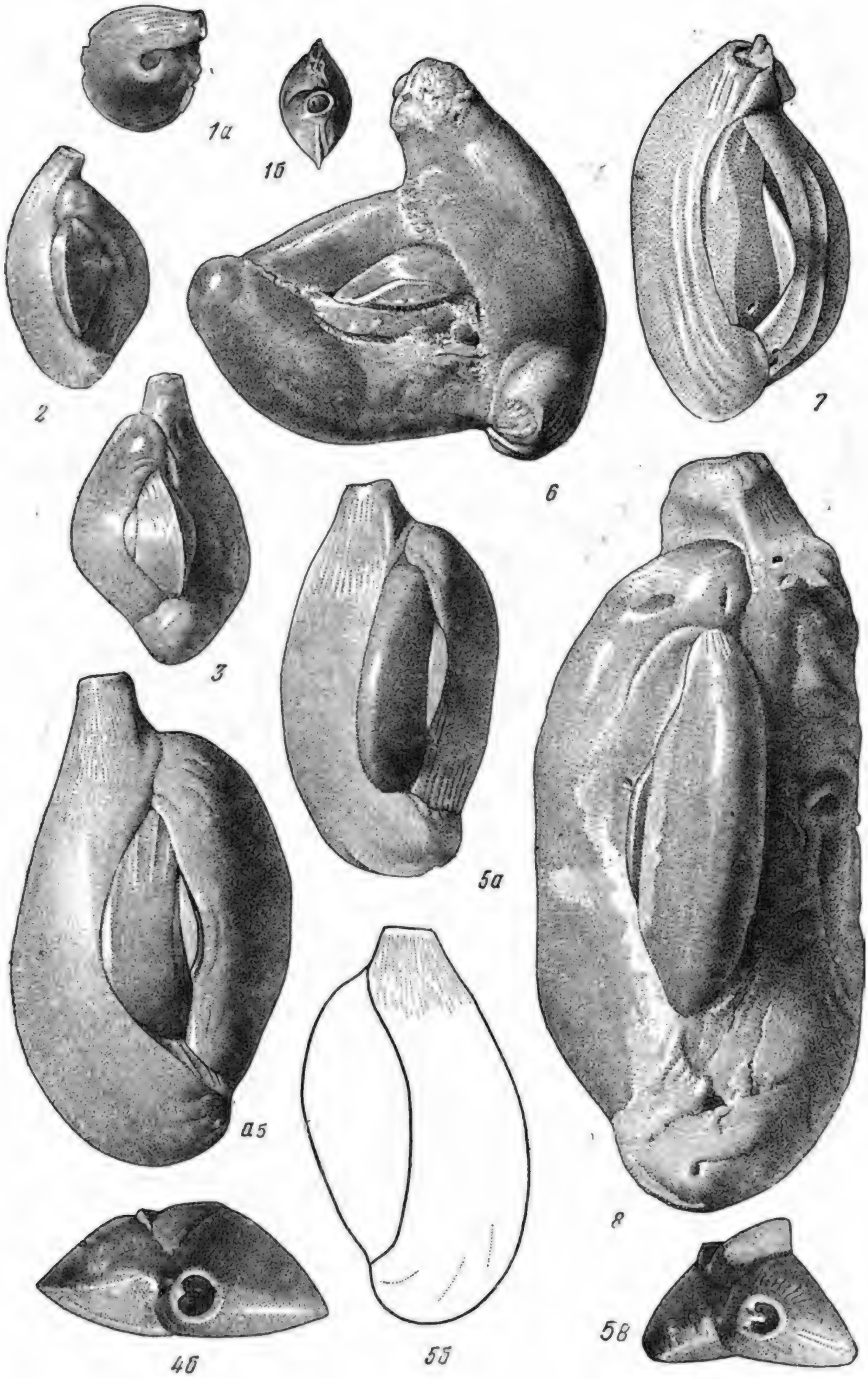
Давиташвили Л. Ш. Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений Крымско-Кавказской нефтеносной провинции. Л.— М., Гос. научно-техн. нефт. изд-во, 1933.

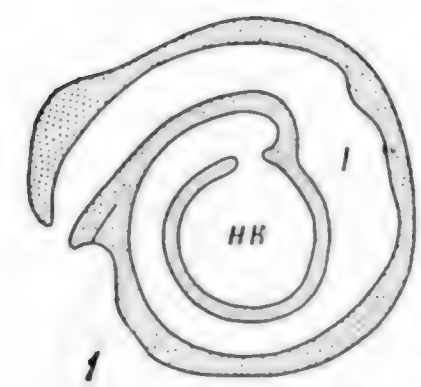
Жижченко Б. П. Средний миоцен. В кн.: Стратиграфия СССР, т. 12. Неоген СССР. М.— Л., Изд-во Акад. наук СССР, 1940.

Brady H. Report on the Foraminifera dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873—1876. Rep. voy. Challenger, Zool., 1884, 9.

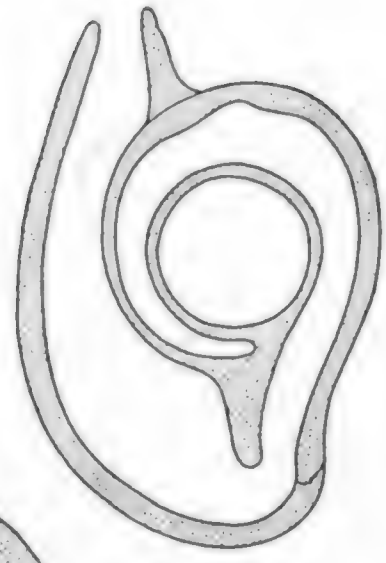
Cushman J. Foraminifera, their classification and economic use. 4 ed., Cambridge, Mass., 1950.

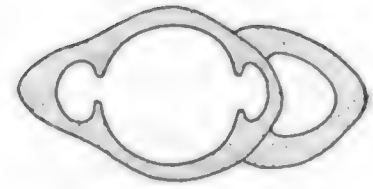
Galloway J. A manual of Foraminifera. Bloomington, Indiana, 1933 (James Furman Kemp memorial, ser. publ., N 1).
Hofker J. Der Generationswechsel von *Rotalia beccarii* var. *flevensis*. Zschr. mikr. Anat., 1930, **10**.
Orbigny A. Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes. Ann. sci. nat., 1826, **7**.
Orbigny A. Foraminifères fossiles du bassin tertiaire de Vienne. Paris, 1846.
Parker W., Jones T. a. Brady H. On the nomenclature of the Foraminifera. Pt. 11. Ann. a. Mag. Nat. Hist., Ser. 3, 1865, **16**, N 87.
Rhumbler L. Foraminiferen von Laysan und den Chatham-Inseln. Zool. Jahrb., Abt Syst., 1906, **24**.
Schlumberger C. Note sur le genre *Adelosina*. Bull. Soc. zool. France, 1886, **2**.
Terquem O. Les foraminifères et les entomostracés-ostracodes du pliocène supérieur de l'île de Rhodes. Mém. Soc. géol. France, sér. 3, 1878, **1**.
Terquem O. Les foraminifères de l'éocène des environs de Paris. Mém. Soc. géol. France, sér. 3, 1882, **2**.
Walker G. a. Boys W. *Testacea minuta* etc. London, 1784.
Wiesner H. Die Foraminiferen der Deutschen Südpolar-Expedition. 1901—1903. Drygalski's Deutsche Südpolar-Exp., Zool., 1931, **20**.
Williamson W. On the recent Foraminifera of Great Britain. Ray Soc., London, 1858

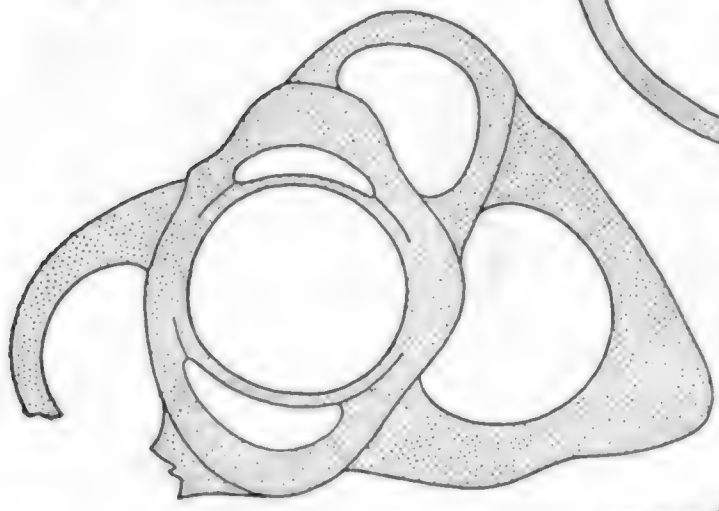

1а
1б
2
6
7
3
5а
а5
8
4б
5б
5в

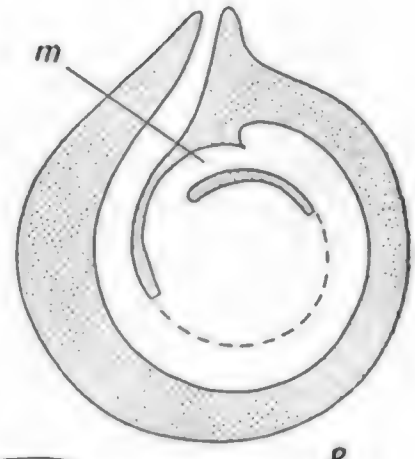


1

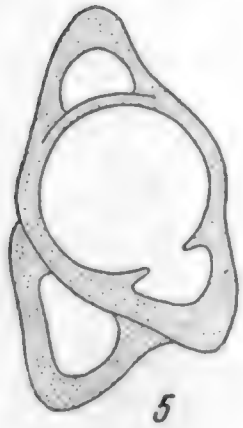

2

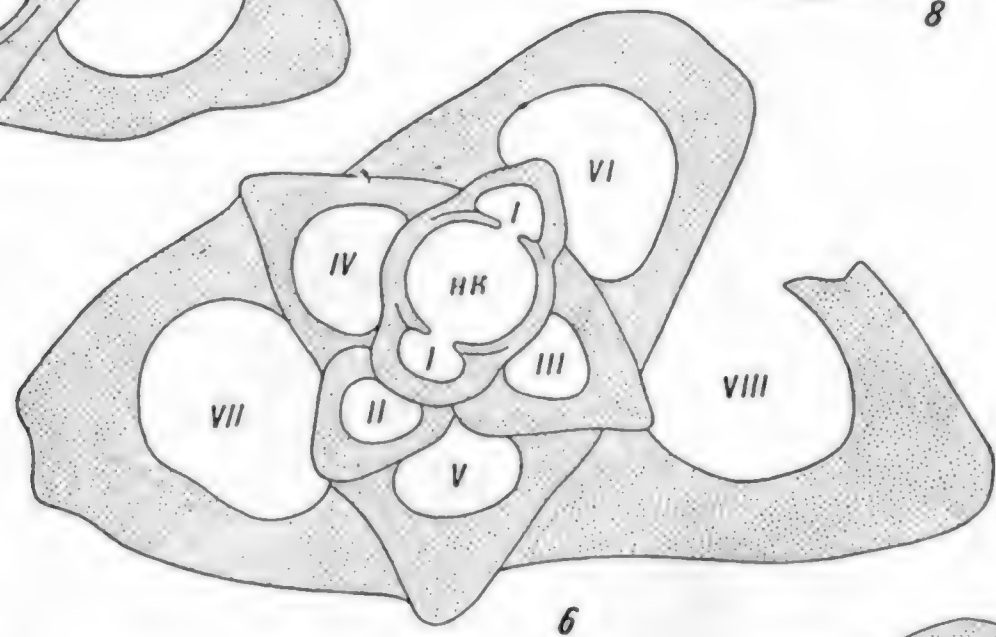

3


4

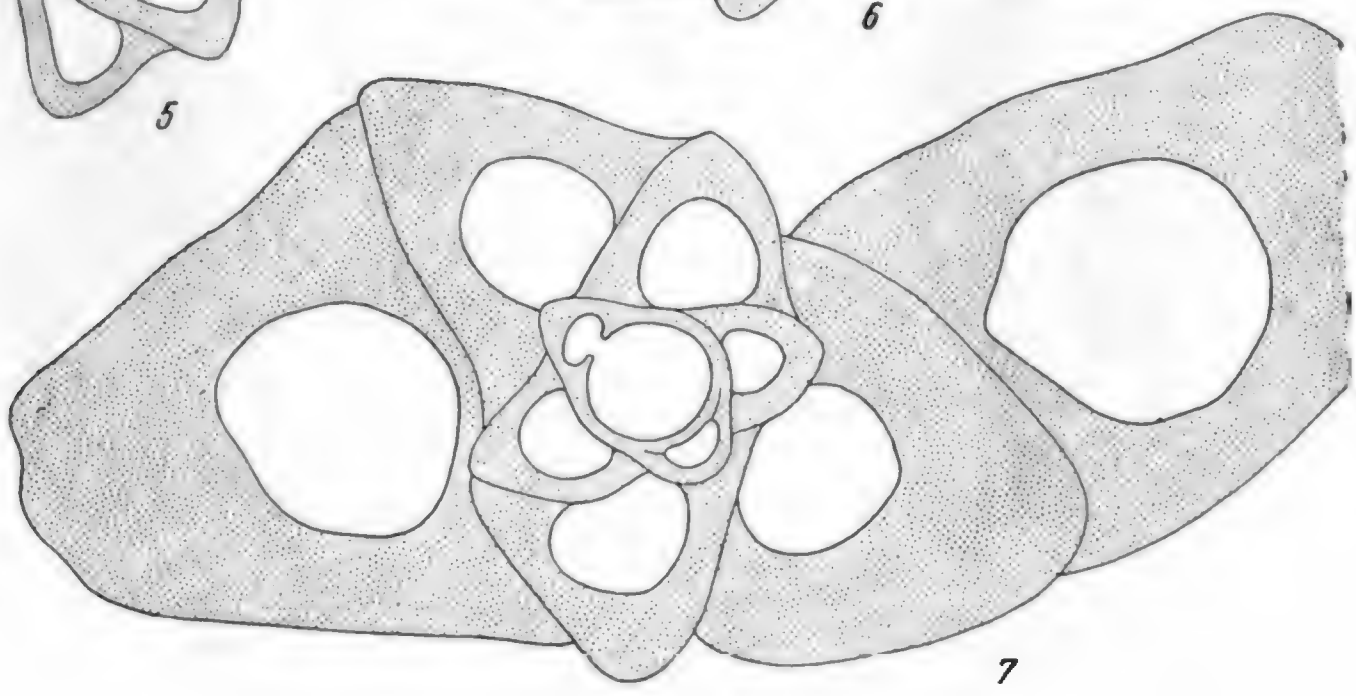


8


5



6


7

ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦАМ[1]

Таблица I

Quingueloculina konkensis sp. nov. Конкские отложения р. Фарс.

Все фигуры, кроме фиг. 7, даны с увелич. 54

Фиг. 1 *а*, *б*. Личиночная «ретортовидная» раковина.
а — вид сбоку, *б* — вид с устьевой стороны.
Фиг. 2, 3. Юношеские раковины.
Фиг. 4,*а*, *б*. Взрослая раковина, уплощенная форма.
а — вид с многокамерной стороны; *б* — вид со стороны устья.
Фиг. 5 *а*, *б*, *в*. Голотип. Взрослая раковина, выпуклая форма.
а — вид с многокамерной стороны; *б* — вид с малокамерной стороны; *в* — вид со стороны устья.
Фиг. 6. Аномально развитая раковина, напоминающая род *Flintina*; ×54.
Фиг. 7. Юношеская форма раковины с ребристой стенкой («forma costata»); зуб уродливый; ×82.
Фиг. 8. Старческая форма раковины.

Таблица II

Сечения раковины *Quinqueloculina konkensis* sp. nov. Конкские отложения р. Фарс.

Все фигуры, кроме фиг. 8, даны с увелич. 120

Фиг. 1. Продольное сечение через личиночную раковину. *нк* — начальная камера, I— трубчатая спиральная камера.
Фиг. 2. Продольное сечение через трехкамерную юношескую раковину (место соединения начальной камеры и следующей за нею трубчатой находится вне плоскости шлифа).
Фиг. 3. Поперечное сечение через трехкамерную юношескую раковину.
Фиг. 4. Поперечное сечение через пятикамерную юношескую раковину (генерация A_2).
Фиг. 5. Поперечное сечение через трехкамерную юношескую раковину.
Фиг. 6. Поперечное сечение через взрослую раковину (выпуклая форма).
нк — начальная камера; *I—VIII* — порядковые номера камер (начиная от первой спиральной, охватывающей начальную камеру).
Фиг. 7. Поперечное сечение через взрослую раковину (уплощенная форма).
Фиг. 8. *Quinqueloculina* («*Adelosina*») *laevigata* (Orb.). Тортонские отложения Венского бассейна (Баден). Продольное сечение через личиночную раковину.
m — трубчатый придаток начальной камеры; ×80.

[1] Рисунки на табл. I выполнены художником Н. А. Ипатовцевым, на табл. II — автором.

Е. К. ШУЦКАЯ

(Всесоюзный научно-исследовательский геолого-разведочный нефтяной институт — ВНИГНИ)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ НИЖНЕПАЛЕОГЕНОВЫХ ПЛАНКТОННЫХ ФОРАМИНИФЕР СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

Представители ископаемых планктонных фораминифер нижнего палеогена Северного Кавказа и Крыма характеризуются весьма значительной изменчивостью, вследствие чего правильного понимания вида удается достигнуть только путем детального анализа этой изменчивости. Такой анализ, с одной стороны, дает возможность наметить пути филогенетического развития вида, что крайне важно для целей дробной стратиграфии, а с другой — позволяет улавливать постепенные изменения признаков и получать непрерывный ряд, в котором каждая форма тесно связана с соседней, а крайние формы ряда резко отличаются одна от другой. В качестве одного из примеров изменчивости ископаемых планктонных видов можно привести *Globigerinoides conglobatus* (Brady) из верхнеэоценовых отложений Северного Кавказа и Крыма.

Названный вид впервые описан из этой области Н. Н. Субботиной (1947), установившей его присутствие в нижнем горизонте верхнего эоцена — керестинском и верхнем горизонте верхнего эоцена — белоглинском (зона *Globigerinoides conglobatus* и крупных глобигерин). Детальное изучение изменчивости указанного вида на материале палеогена Азербайджана позволило Д. М. Халилову прийти к выводу о том, что формы, встречающиеся в керестинском горизонте, отличаются глубиной швов и выпуклостью камер от форм, обычных для белоглинского горизонта (устное сообщение).

Д. М. Халилов предложил выделить особи, свойственные керестинскому горизонту, в самостоятельный вид — *Globigerinoides subconglobatus*. К тому же выводу на материале северокавказского и крымского палеогена пришли и мы.

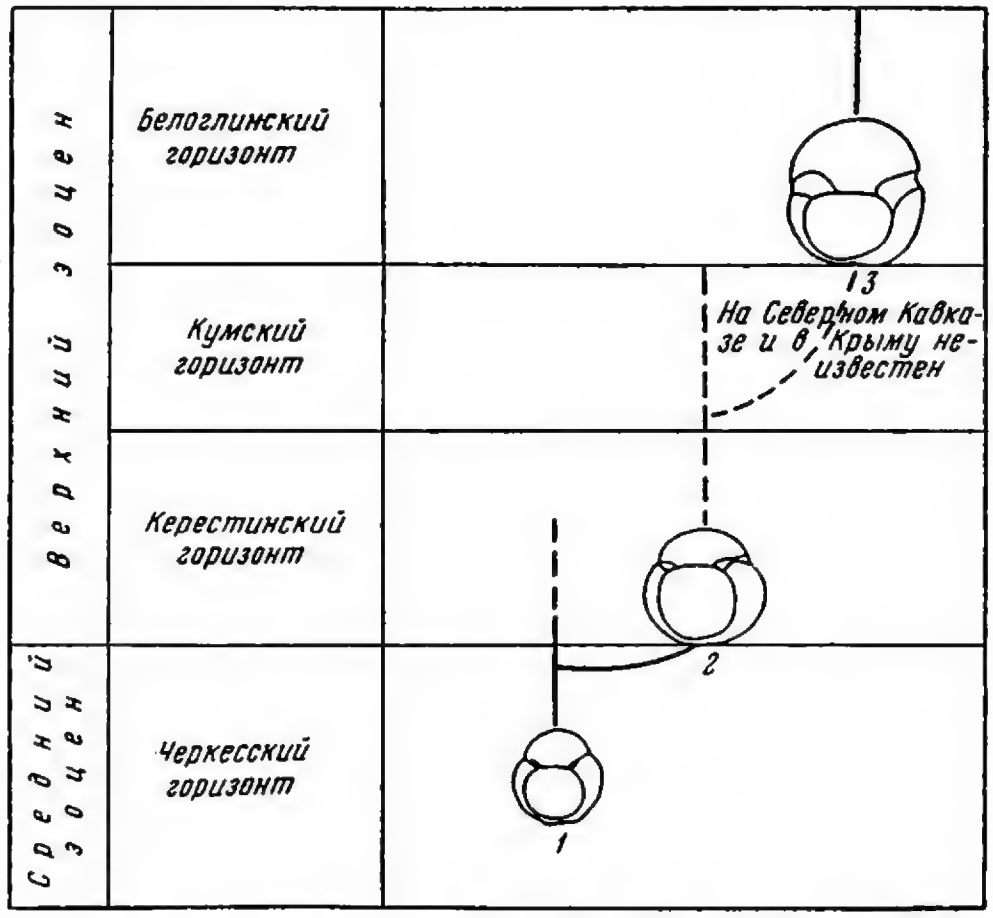
В литературе по нижнему палеогену Северного Кавказа и Крыма представители рода *Globigerinoides* известны в отложениях не древнее керестинского горизонта верхнего эоцена, т. е. маломощной пачки светло-зеленых мергелей и глинистых известняков, непосредственно подстилающих кумский горизонт (слои с *Lyrolepis caucasica* Roman.).

Однако в последнее время нам удалось обнаружить присутствие мелких представителей рода *Globigerinoides* и в более древних образованиях — в черкесском горизонте, в слоях с *Globorotalia aragonensis* среднего эоцена. Эти мелкие формы ближе всего стоят к *Globigerinoides subconglobatus* Chalilov, отличаясь в основном значительно меньшими размера-

ми. Особи обычной для *G. subconglobatus* величины в слоях с *Globorotalia aragonensis* не встречены, в то время как в керестинском горизонте содержатся и мелкие формы. Поскольку одного признака — размеров раковины — явно недостаточно для выделения самостоятельного вида, а четкого различия других признаков не наблюдается, мелкая среднеэоценовая форма скорее всего составляет вариетет вида, приуроченный к более древним образованиям.

Вследствие небольшой величины он может быть назван *Globigerinoides subconglobatus* var. *micra* var. nov.

Вместе с тем общее сходство морфологии *Globigerinoides subconglobatus* Chalilov var. *micra* var. nov., G. *subconglobatus* var. *subconglobata*



Фиг. 1. Схема предполагаемых филогенетических взаимоотношений некоторых нижнепалеогеновых представителей рода *Globigerinoides*.

1 — Globigerinoides subconglobatus var. *micra*; *2 — G. subconglobatus* var. *subconglobata*; *3 — G. conglobatus*.

Chalilov и G. *conglobatus* (Brady) позволяет высказать предположение о наличии между ними филогенетических связей, взаимоотношение которых и показано на фиг. 1.

Значительную изменчивость нижнепалеогеновых планктонных фораминифер удается наблюдать и среди представителей рода *Acarinina*, установленного Н. Н. Субботиной (1953). В карбонатных фациях верхнего палеоцена и нижнеэоценовых образованиях Северного Кавказа и Крыма постоянно встречаются, обычно в массовом количестве, сравнительно мелкие округлые представители этого рода. Совместно с ними, большей частью даже в одних прослоях, обнаруживается небольшая, округлая, почти сферическая раковина с высокой спиралью и длинными камерами, число которых в последнем обороте достигает 5—7. Такие особи были от-

несены Н. Н. Субботиной (1947, 1953) к роду *Globigerina* и названы *Globigerina subsphaerica.*

При попытке изучить изменчивость этого вида оказалось, что она колеблется в весьма больших пределах. Для выяснения этих пределов, а следовательно, для установления объема вида был применен метод раскладывания раковин в ряды (Герке, 1938), что изображено контурными зарисовками на табл. III. В основу построения ряда положен признак изменения высоты спирали. Оказалось, что от формы с тремя обособленными один от другого высокими оборотами (табл. III, фиг. 1—3) имеются совершенно постепенные переходы (табл. III, фиг. 4—15) к особям с двумя оборотами, причем первый лишь очень слабо (табл. III, фиг. 16—18) или совершенно (табл. III, фиг. 19—21) не выступает над последним. В связи с этим сокращается высота спирали раковины. Одновременно с изменением характера спирали меняются очертание раковины, число и форма камер. В то время как у особей с высокой спиралью (табл. III, фиг. 1, 3) в последнем обороте насчитывается до 7 приостренных к пупочным концам треугольных камер (табл. III, фиг. 2), у крайних форм ряда (табл. III, фиг. 17, 20) их становится 4. При этом существенно меняется строение пупочных концов камер, приобретающих широкую, почти прямоугольную форму. Очертание раковины у этих особей округло-угловатое. У всех элементов ряда выдерживается широкая закругленность наружного края.

Если рассматривать два крайних уклонения ряда (табл. III, фиг. 1—3 и фиг. 19—21) в отрыве от промежуточных форм, то различие морфологических особенностей может послужить основанием для отнесения их не только к разным видам, но даже и родам.

Особи с высокой спиралью (табл. II, фиг. 12—14; табл. III, фиг. 1—3) раньше относили к глобогеринам, остальные формы ряда по наличию уплощенной спинной и сильно выпуклой брюшной сторон, округлого наружного края и грубошиповатой стенки полностью отвечают акарининам. Но поскольку форме с высокой спиралью присуща шиповатость, не наблюдающаяся по данным Н. Н. Субботиной (1953) у глобигерин, их также следует относить к акарининам, тем более, что с типичными акарининами указанные особи связаны постепенными переходами.

В результате изучения изменчивости группы *Globigerinoides conglobatus* Brady и *Acarinina subsphaerica* (Subb.) объем разобранных видов представляется таким, как это изложено ниже при их описании.

Род *Globigerinoides* Cushman, 1927

Globigerinoides subconglobatus Chalilov. var. *subconglobata* Chalilov (msc)

Табл. I, фиг. 4—11

Раковина почти сферическая, образована тремя оборотами спирали, из которых два первых составляют незначительную часть раковины, а в последнем насчитываются три крупные, плотно примыкающие одна к другой слабо выпуклые камеры. Последняя камера обычно меньше предыдущей. Швы слабо углубленные. Устьев несколько: на спинной стороне в виде небольших отверстий в местах сочленения камер, на брюшной стороне их обычно два, щелевидных или аркообразных, расположенных у ос-

нования последней камеры. Даже у самых крупных экземпляров они не бывают зияющими (табл. I, фиг. 10). Стенка грубопористая.

Размеры. Обычный диаметр раковины — около 0,50 мм, отдельных крупных экземпляров — около 0, 65 мм.

Изменчивость и сравнение. Так же как и у *G. subconglobatus* var. *micra* var. nov., у описываемого вариетета встречаются экземпляры, отклоняющиеся от правильной сферической формы (табл. I, фиг. 6); однако этот признак при определении вида совершенно не существенен. Основные видовые признаки — слабо углубленные швы и слабо выпуклые камеры — выдерживаются у всех экземпляров, достигающих в нашей коллекции нескольких сотен. Форма и величина устьев брюшной стороны более изменчива. У некоторых особей они щелевидны (табл. I, фиг. 6, 8, 11), у других — аркообразны (табл. I, фиг. 5, 7, 9).

Этот вид ближе всего стоит к *G. conglobatus* Brady из белоглинского горизонта верхов верхнего эоцена, отличаясь от него некоторыми основными видовыми признаками, что будет разобрано при описании последнего вида.

Распространение. Широко встречается в керестинском горизонте, нижнем горизонте верхнего эоцена, залегающем непосредственно под кумским (слои с *Lyrolepis caucasica* Roman.) Северного Кавказа, Крыма, Южных Ергеней и Северо-Западного Прикаспия. Этот вариетет постоянно встречается в керестинском горизонте всех изученных разрезов указанных регионов, но распределен в каждом разрезе далеко не равномерно. В одних прослоях обнаруживаются его массовые скопления, в других — отдельные экземпляры, в третьих — полное отсутствие.

Globigerinoides subconglobatus **Chalilov var.**
micra **var. nov.**

Табл. I, фиг. 1—3

Голотип, экземпляр 3525/36, Геологический институт Академии наук СССР, происходит из отложений среднего эоцена, из черкесского горизонта, слоев с *Globorotalia aragonensis* Нагутской опорной скважины Минераловодского района Северного Кавказа.

Раковина почти сферическая, сравнительно с другими нижнепалеогеновыми представителями рода небольшая, образована тремя оборотами спирали, причем основную часть раковины занимает последний оборот, так как два первых крайне малы. Последний оборот состоит из трех слабо выпуклых, плотно примыкающих одна к другой камер. Последняя камера обычно меньше предыдущих. Швы между ними ясно различимы, но не углублены. На брюшной стороне два очень небольших, но отчетливо видимых устья, расположенных в местах соединения камер. Стенка грубопористая.

Размеры. Диаметр относительно крупных размеров — около 0,40 мм, мелких — от 0,30 до 0,35.

Изменчивость и сравнение. Наиболее изменчивым признаком является форма раковины, сферическая у одних экземпляров (табл. I, фиг. 1) и несколько скошенная — у других (табл. I, фиг. 2, 3). Основные диагностические признаки — не углубленные швы и уплощенные камеры — наблюдаются и у типичных G. *subconglobatus* var. *subconglobata* Chalilov, от которых описываемый вариетет в основном отличается меньшими размерами.

Однако, помимо размеров, у *G. conglobatus* var. *micra* var. nov. устья всегда значительно меньше, чем у типичных особей. Как отмечалось выше, выделение мелких форм в вариетет, а не вид, обусловлено отсутствием достаточно четких отличительных признаков. Название дано сообразно небольшим размерам.

Распространение. По отношению к другим представителям ископаемого планктона является сравнительно редкой формой. Пока обнаружен в Нагутской опорной скважине Минераловодского района в слоях с *Globorotalia aragonensis* черкесского горизонта (средний эоцен), в одновозрастных отложениях р. Сунжи Грозненской области и Насыпкойского разреза Феодосийского района Восточного Крыма.

Globigerinoides conglobatus **(Brady)**

Табл. II, фиг. 1—5

1884. *Gloligerina conglobata* Brady, Rep. Voy. Challenger Zoology, m. 9, стр. 603, табл. 80, фиг. 1—5
1947. *Globigerinoides conglobatus* Субботина, Микрофауна Кавказа, Эмбы и Средней Азии, стр. 110—111, табл. VIII, рис. 13—14
1953. *Globigerinoides conglobatus* Субботина, Тр. ВНИГРИ, нов. серия, вып. 76, стр. 91, табл. XIV, рис. 2*а*, *б*—4а, *б*; 5*а*, *б*, *в*

Раковина большей частью сферическая, но у некоторых экземпляров приближается по форме к глобигеринам (табл. II, фиг. 4). Образована тремя оборотами спирали. В последнем обороте — 3 крупные, сильно выпуклые, почти шаровидные камеры. Последняя камера обычно меньше предыдущих, но у некоторых экземпляров (табл. II, фиг. 1) это не выдерживается. Одним из наиболее важных признаков, определяющих видовую принадлежность, являются швы, резко углубленные, расширяющиеся на брюшной поверхности у устьев и сливающиеся с ними. Как у всех глобигеринойдесов, у данного вида устьев несколько. Их форма на брюшной стороне резко изменчива (см. раздел «Изменчивость») — от почти щелевидных до зияющих. Стенка грубопористая.

Размеры. Диаметр крупных экземпляров — около 0,65 мм, мелких — около 0,40 мм.

Изменчивость и сравнение. В результате изучения многочисленных экземпляров данного вида выяснилось, что наиболее важные видовые признаки — глубина швов и степень выпуклости камер. Резко углубленные швы и сильно выпуклые камеры определяют объем вида G. *conglobatus* Brady и позволяют легко отличить его от G. *subconglobatus* Chalilov. К числу более изменчивых, но все же характерных для описываемого вида признаков, являющихся как бы «второстепенными диагностическими признаками», относятся форма устьев и раковин. Форма устьев у некоторых экземпляров бывает почти щелевидной, приближающейся к *G. subconglobatus* Chalilov, у других — широко открытой, зияющей (табл. II, фиг. 1, 3). Такие зияющие устья у *G. subconglobatus* Chalilov никогда не встречаются. По форме раковины отдельные экземпляры приближаются к глобигеринам (табл. II, фиг. 4), чего также не бывает у *G. subconglobatus* Chalilov.

Распространение. Является одним из наиболее характерных видов белоглинского горизонта верхнего эоцена Северного Кавказа, Крыма, Южных Ергеней. В небольшом количестве экземпляров изредка встречается в нижнеолигоценовых отложениях Южных Ергеней.

Acarinina subsphaerica (Subbotina)

Табл. II, фиг. 6—14

1947. *Globigerina subsphaerica* Субботина, Микрофауна Кавказа, Эмбы и Средней Азии, стр. 108, табл. V, рис. 23—28
1953. *Globigerina subsphaerica* Субботина, Тр. ВНИГРИ, нов. серия, вып. 76, стр. 59, табл. II, рис. 15*а, б, в*

Раковина от округлой до округло-угловатой формы, небольшая, иногда сферическая. Состоит из трех или двух оборотов спирали. Первые обороты иногда составляют $^2/_3$ высоты раковины, а иногда совсем не возвышаются над последним. В зависимости от этого меняется и форма спинной поверхности — от почти сферической до плоской. Брюшная сторона высокая, в последнем обороте насчитывается от 7 до 4 камер, длинных и сравнительно узких у сферических особей и более широких — у угловатых. Камеры плоские или едва выпуклые, плотно примыкающие одна к другой, разделены тонкими прямыми швами. У сферической формы последняя камера часто меньше предыдущей и нависает в виде клюва над пупком. Пупочные концы камер самой разнообразной формы — от четырехугольных, плоских до треугольных, слегка вздутых. Пупок обычно небольшой. Наружный край слабо лопастной, широко округлый, без киля, но с явно выраженным перегибом от спинной стороны к брюшной. Устье в виде щели между пупком и наружным краем. Поверхность шиповатая, стенка пористая.

Р а з м е р ы. Диаметр — 0,23—0,4 мм, высота — 0,18—0,35 мм.

И з м е н ч и в о с т ь данного вида имеет самые широкие пределы. Как это было отмечено выше, в основном меняется характер навивания раковины. В табл. III показано постепенное изменение этого признака от особей, имеющих 3 оборота спирали, которые образуют почти сферическую спинную поверхность (фиг. 1—3), до особей с 2 оборотами и плоской спинной поверхностью (фиг. 19—21). Одновременно с характером навивания раковины изменяется количество и форма камер и форма пупочных концов камер. У сферических особей камеры длинные, сравнительно узкие, с брюшной стороны треугольные, их число достигает 6—7. У особей уплощенных (фиг. 16—21) имеется 4 камеры. Их пупочные концы часто приобретают форму, приближающуюся к четырехугольной. Поскольку все разобранные признаки у встречающихся совместно особей претерпевают постепенные изменения, образуя крайние формы ряда, как это видно из табл. III, происхождение таких крайних форм может быть объяснено внутривидовой изменчивостью.

С р а в н е н и е. Сферические особи, сходные с изображенными на табл. II, фиг. 12—14 и на табл. III, фиг. 1—3, были выделены Н. Н. Субботиной в вид *Globigerina subsphaerica*. Тесная связь с типичными акарининами (стр. 85—86) заставляет нас и эту сферическую форму относить к роду *Acarinina*. Крайние уклонения рассмотренного ряда, имеющие округлую и округло-угловатую форму (табл. III, фиг. 13—21 и табл. II, фиг. 9—11), близки к *Acarinina acarinata* Subb. Однако этот вопрос требует дальнейшего изучения, что заставляет воздержаться от отождествления названных форм. Некоторые особи с переходными признаками, связывающие крайние формы ряда (табл. II, фиг. 6—8; табл. III, фиг. 4—12), отчасти напоминают *Acarinina pentacamerata* (Subb.) строением пупочных концов камер, но в то же время существенно отличаются от нее характером навивания.

Распространение. Часто встречаются в карбонатных фациях верхнего палеоцена и в нижнем эоцене Северного Кавказа, Крыма, северо-западного Прикаспия, являясь здесь одним из наиболее характерных видов. В некарбонатных фациях верхнего палеоцена тех же регионов обнаруживается в виде отдельных находок.

ЛИТЕРАТУРА

Герке А. А. Изменчивость *Miliolina akneriana* (d'Orbigny) и *Sigmoilina tschokrakensis* nov. sp. в чокракско-спириалисовых слоях Восточного Предкавказья. Проблемы палеонтологии, 1938, **4**.

Субботина Н. Н. Стратиграфия датских и палеогеновых отложений Северного Кавказа в свете изучения фораминифер. В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии. Л.— М., Гостоптехиздат, 1947.

Субботина Н. Н. Глобигериниды, ханткениды и глобороталииды. Ископаемые фораминиферы СССР. Тр. Всес. научно-иссл. геологоразвед. инст., 1953, вып. 76.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I

Все фигуры даны с увелич. 60.

Фиг. 1—3. *Globigerinoides subconglobatus* Chalilov var. *micra* var. nov.

Фиг. 1 — голотип № 3525/36; Северный Кавказ, Минераловодский район, Нагутская опорная скважина, средний эоцен, черкесский горизонт, слои с *Globorotalia aragonensis.*

Фиг. 2, 3 — местонахождение то же.

Фиг. 4—11. *Globigerinoides subconglobatus* Chalilov var. *subconglobata* Chalilov.

Фиг. 4, 6, 7 — Северный Кавказ, Нальчикский район, р. Белая, верхний эоцен, керестинский горизонт.

Фиг. 5, 9, 10 — Северный Кавказ, Минераловодский район, Нагутская опорная скважина, верхний эоцен, керестинский горизонт.

Фиг. 8, 11 — Северный Кавказ, Нальчикский район, р. Хеу, верхний эоцен, керестинский горизонт.

Таблица II

Все фигуры даны с увелич. 60.

Фиг. 1—5. *Globigerinoides conglobatus* (H. B. Brady).

Фиг. 1, 3, 4, 5 — Северный Кавказ, Нальчикский район, р. Хеу, верхний эоцен, белоглинский горизонт.

Фиг. 2 — Северный Кавказ, Майкопский район, р. Белая, верхний эоцен, белоглинский горизонт.

Фиг. 6—14. *Acarinina subsphaerica* (Subbotina). Северный Кавказ, Грозненская область, р. Сунжа, верхний палеоцен, нальчикский горизонт.

Таблица III

Фиг. 1—21. *Acarinina subsphaerica* (Subbotina). Северный Кавказ, Грозненская область, р. Сунжа, верхний палеоцен, нальчикский горизонт. Контурные зарисовки, показывающие изменчивость вида; × 60.

1

2

3

4

5

6

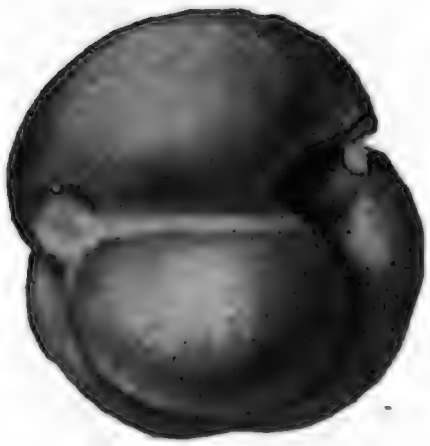
7

8

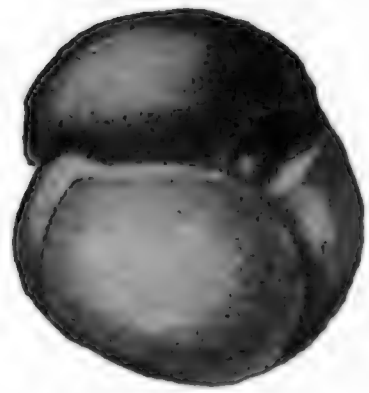
9

10

11

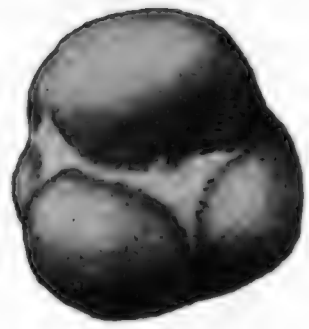


1



2

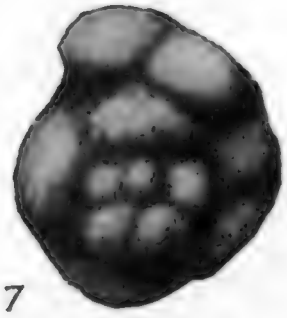
3



4

5

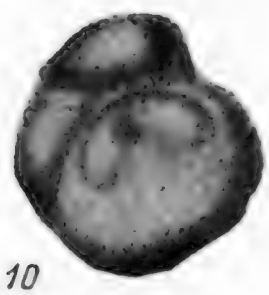
6



7

8

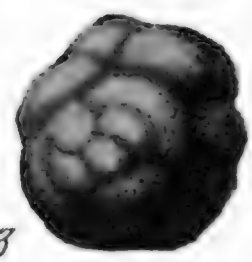
9



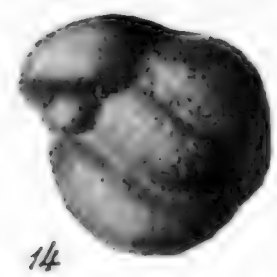
10

11

12

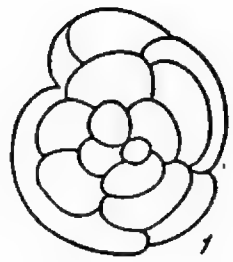


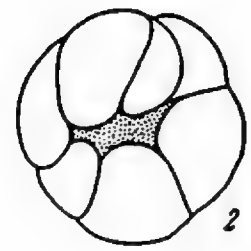
13

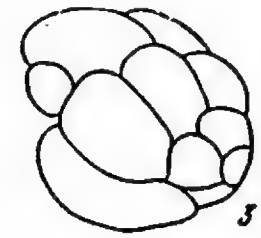


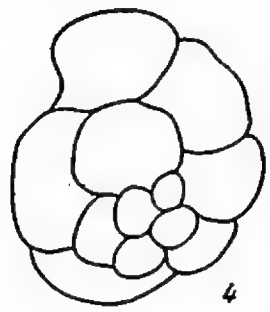
14

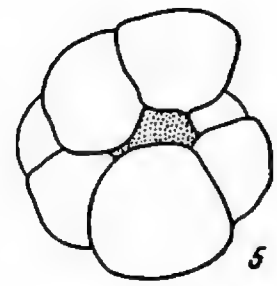
Таблица III

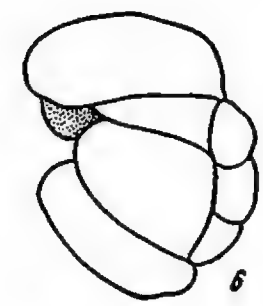

1

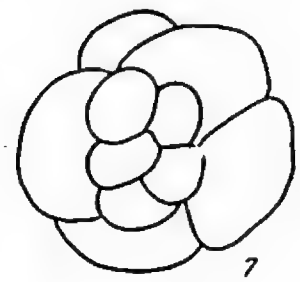

2

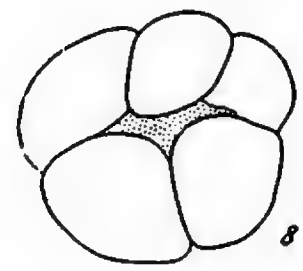

3

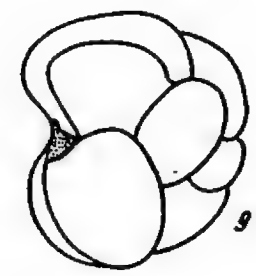

4

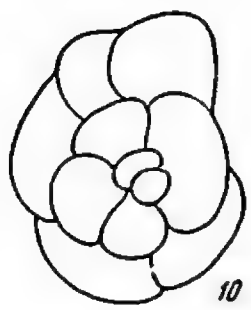

5

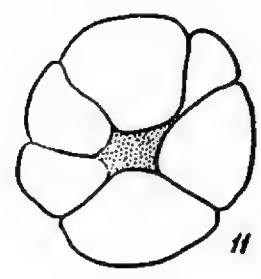

6

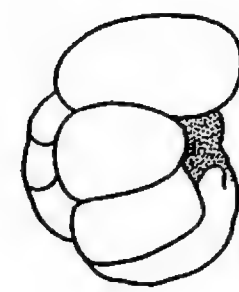

7

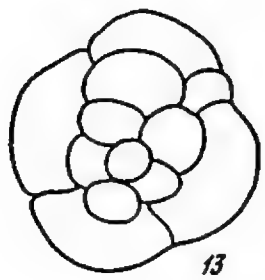

8

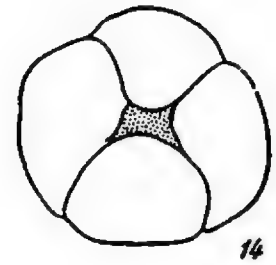

9

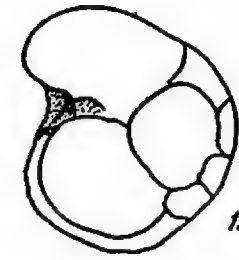

10

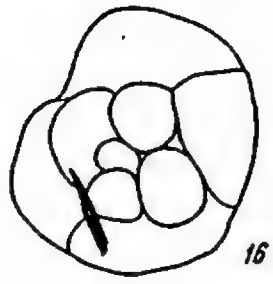

11

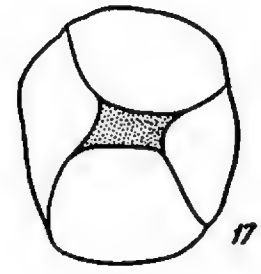

12

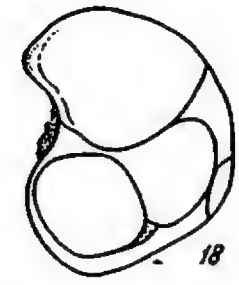

13

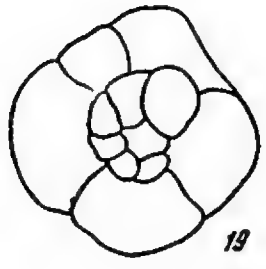

14

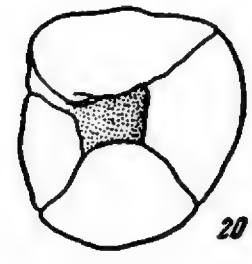

15

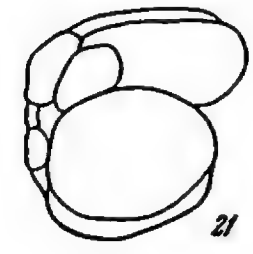

16


17


18


19


20


21

Г. Д. КИРЕЕВА

(Всесоюзный научно-исследовательский геолого-разведочный нефтяной институт — ВНИГНИ)

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МОРФЫ ШВАГЕРИН БАХМУТСКОЙ КОТЛОВИНЫ ДОНЕЦКОГО БАССЕЙНА

О возрасте известняково-доломитовой и соленосной свит донецкого верхнего палеозоя до последнего времени нет единого мнения. Обработка фораминифер из наиболее полных сборов, произведенных Л. П. Нестеренко, позволила нам провести в основании известняково-доломитовой свиты нижнюю границу средней зоны швагеринового горизонта (Киреева и Нестеренко, 1955). К этой же зоне была отнесена и лежащая выше соленосная свита. Таким образом, известняково-доломитовая (свита P_1^c) и соленосная (свита P_1^s) свиты оказались местными дробными подразделениями средней зоны швагеринового горизонта. Отличия их друг от друга, обусловленные разницей в условиях осадконакопления, сводятся в общих чертах к следующему. Во время отложения известняково-доломитовой свиты на территории Бахмутской котловины был расположен бассейн полузамкнутого характера, в котором в большом количестве отлагались гипсы и доломиты. Соленосная свита отлагалась в условиях дальнейшего развития процесса изоляции бассейна, благодаря чему наряду с этими породами здесь имеет широкое распространение каменная соль.

Фауна, встречающаяся в карбонатных прослоях обеих свит, характерна для бассейна с не вполне нормальной соленостью. Нередко эта фауна представлена пелециподами, гастроподами и остракодами. Фораминиферы, мшанки, брахиоподы, криноидеи, кораллы и другие органические остатки, часто встречающиеся в чистых известняках, здесь наблюдаются относительно редко, иногда, правда, образуя скопления в отдельных участках карбонатных пластов.

Своеобразны также фораминиферы. В известняково-доломитовой свите они вообще очень редки и представлены почти исключительно швагеринами, встречающимися в нижних карбонатных прослоях. Единичные экземпляры псевдофузулин были встречены только в доломите в обнажении у дер. Викторовки. Это обнажение находится на северо-восточной окраине котловины, где связь с открытым морским бассейном осуществлялась, очевидно, более свободно. Как правило, швагерины известняково-доломитовой свиты имеют мелкие размеры. Видовой состав их беден, но все определенные отсюда виды известны и по другим районам. Определены были: *Schwagerina sphaerica* Scherb., *Schw. sphaerica* Scherb. var. *gigas* Scherb., *Schw. sphaerica* Scherb. var. *karnica* Scherb., *Schw. pavlovi* Raus., *Schw. moelleri* Raus., *Schw.* aff. *shamovi* Scherb.

Условия существования швагерин во время отложения пластов доло-

митизированных известняков и доломитов известняково-доломитовой свиты, по-видимому, были неблагоприятны. Это нашло свое отражение в сравнительно редком нахождении и мелких размерах швагерин. Никаких новых видов, подвидов или даже экологических морф наблюдать здесь не удалось. Очевидно, крайне неблагоприятные условия существования, обусловленные повышенным содержанием в воде солей магния и, возможно, сульфатов, не способствовали образованию новых форм.

В пределах соленосной свиты Л. П. Нестеренко прослеживает 4 карбонатных пласта, которые снизу вверх названы им: медистый, мелоподобный, складчатый и пелециподовый. Наиболее интересным для наших исследований оказался пласт складчатый, обычно содержащий большое количество органических остатков. Этот пласт имеет значительную мощность и сложное строение [1]. Он состоит из нескольких пачек, причем некоторые из них прослеживаются на довольно широком простирании. В южной части котловины известняк «складчатый» состоит из нескольких пластов доломита и доломитизированного известняка, ранее отнесенных О. И. Галакой к известняково-доломитовой свите и индексированных, как пласты i, k, l, m, n, o. В этих пластах встречаются относительно редкие органические остатки; наибольший интерес представляют находки обильных швагерин в пласте l (по О. И. Галака) в обнажении у шахты «Анненка». Сохранность последних, к сожалению, настолько плохая, что определить их не удалось.

В центральной и северной частях Бахмутской котловины (к северу от г. Артемовска) пласт «складчатый», местами содержит обильную фауну фораминифер, отличающуюся некоторыми характерными особенностями. С юга на север по восточному борту котловины известняк «складчатый» наблюдался в следующих пунктах: в обнажениях у дер. Покровское и в 4 км к северу от нее в балке Вишневый яр; в скважинах в районе Артемовского соляного рудника, ст. Пшеничной и пос. Новый Карфаген; в обнажениях по балке Терноватый яр, у ст. Нырково, дер. Однобоковка и ст. Яма и в скважине у с. Дробышева.

Известняк «складчатый» в обнажениях у дер. Покровское и по балке Вишневый яр имеет сложное строение и содержит обильные органические остатки, в частности массовые скопления швагерин, местами переполняющих породу. В нем были встречены остракоды, гастроподы, членики криноидей, иглы и щитки морских ежей, хонетиды и крупные продуктиды, обломки пелеципод. Местами известняк переходит в детритусово-водорослевый, так как в нем в большом количестве присутствуют водоросли типа *Uragiella* и масса синезеленых водорослей как в виде свободно лежащих обрывков, так и обволакивающих другие органические остатки. Из фораминифер у дер. Покровское были определены: *Tuberitina callosa* Reitl., *Tuberitina* sp., *Tetrataxis* cf. *conica* Ehrenb., *Globivalvulina* sp., *Hyperammina* sp., *Nodosaria* ex gr. *netschajevi* Tcherd., *N. bella* Lip., forma *minima, N. postcarbonica* Spand., *N. longissima* Sul., *N.* cf. *grandis* Lip., *Schubertella sphaerica* Sul., *Sch. sphaerica* Sul. var. *compacta* Sul., *Sch. parakingi* Brazhn., *Fusiella excelsa* Sul., *F.* cf. *grandis* Sul. var. *grandis* Sul., *Schwagerina fusiformis* Krot. var. *plicata* Scherb. morpha *callosa, Schw. kumajica* Scherb. morpha *callosa, Schw.* aff. *constans* Scherb., *Schw. constans* Scherb. morpha *callosa,* forma *ronda, Schw. constans* Scherb. morpha *callosa* forma *acuminata,, Schw. constans* Scherb. morpha *bachmutica, Schw. constans* Scherb. morpha *crassa, Schw. ellipsoidalis* Raus. morpha *plicata.*

[1] Индексация пласта и сопоставление его в пределах изученной территории приняты нами в соответствии с данными Л. П. Нестеренко.

В этом же обнажении Л. П. Нестеренко был обнаружен прослой с веретенообразными фузулинидами, которые, как отмечалось выше, встречаются в известняково-доломитовой свите в единичных случаях. Определенные отсюда псевдофузулины относятся к группе *Pseudofusulina sulcata* Korzh.

По балке Вишневый яр «складчатый» известняк обнажается не так полно, и список фораминифер здесь более бедный, представленный видами: *Ammodiscus* sp. (часто), *Globovalvulina* ex gr. *bulloides* Brady, *Tuberitina callosa* Reitl., *Parastaffella* sp., *Schwagerina pavlovi* Raus., *Schw. sphaerica* Scherb., *Schw. constans* Scherb. morpha *callosa* forma *ronda*, *Schw. constans* Scherb. morpha *callosa* forma *acuminata*, *Schw. constans* Scherb. morpha *bachmutica*, *Schw. constans* Scherb. morpha *crassa*.

К северу от этих обнажений швагерины в складчатом пласте уже не встречаются, но другие фораминиферы (главным образом лягениды) присутствуют, и нередко в большом количестве.

Во всех этих обнажениях в «складчатом» известняке в общем выделяются две основные пачки, причем для верхней характерно обилие кораллов, члеников криноидей, крупных текстуляриид и других органических остатков, а для нижней — обилие синезеленых водорослей и примесь терригенного материала. По балке Терноватый яр этот пласт представлен сильно перекристаллизованной доломитизированной разностью известняка с очень большим количеством синезеленых водорослей и водорослей *Girvanella*, а также обволакивающих фораминифер типа *Palaeonubecularia*. Из других органических остатков обнаружены остракоды, *Serpula*, мелкие одиночные кораллы, перекристаллизованные створки пелеципод, редкие гастроподы. Из фораминифер, встречающихся довольно часто, определены: *Tetrataxis* cf. *minima* Lee et Chen, *Syzrania?* sp., *Globivalvulina bulloides* Brady, обрывки разнообразных текстуляриид, много поперечных сечений лягенид.

В районе Артемовского соляного рудника «складчатый» известняк пересечен стволами шахт и многочисленными скважинами. Здесь он просмотрен нами в двух скважинах, расположенных в районе шахты б. Сытенко. В обеих скважинах образцы были отобраны из пачки с кораллами и крупными текстуляриидами. В шлифах встречены обломки мшанок, остракод, небольшое количество синезеленых водорослей и фораминиферы (*Tetrataxis* sp., *Nodosaria* sp., *Geinitzina* sp.).

В скв. у ст. Пшеничная «складчатому» известняку соответствует пласт сложного строения. Имевшиеся в нашем распоряжении образцы представлены слабо доломитизированным известняком, обычно содержащим большое количество органических остатков (фораминифер, остракод, тонких неопределимых обломков створок, иногда покрытых обрастаниями синезеленых водорослей). Из фораминифер определены: *Tolypammina compacta* Kir. mscr. (местами обильные), *Globivalvulina* sp., *Tetrataxis* ex gr. *conica Ehrenb.*, *Nodosaria bella* Lip., *N. wjatkensis* Tcherd., *N. postcarbonica* Spand. (массовые), *N. longissima* Sul., *N. procera* Raus. et Scherb., *Geinitzina postcarbonica* Spand. (массовые), *G. chapmani* Schub. var. *longa* Sul., *Dentalina* sp.

Сходный известняк наблюдался в скважинах у пос. Новый Карфаген, расположенного западнее предыдущего пункта. В нем также встречено большое количество лягенид еще более разнообразного видового состава, а именно: *Nodosaria netschajewi* Tcherd., *N. bella* Lip. (массовые), *N. bella* Lip. forma *minima* (то же), *N. wjatkensis* Tcherd., *N. postcarbonica* Spand., *N. mirabilis* Lip., *N.* cf. *krotovi* Tcherd., *N. procera* Raus. et Scherb., *Geinitzina postcarbonica* Spand. (массовые), *G.* aff. *postcarbonica* Spand., *G.* ex

gr. *spandeli* Tcherd., *G.* ex gr. *indepressa* Tcherd., *G. chapmani* Schub. (массовые), *G. chapmani* Schub. var. *longa* Sul., *Dentalina* sp.

Хорошо обнажается «складчатый» известняк у ст. Ныркова и дер. Однобоковки, где в нем прослеживается большое количество пачек. В нижней части наиболее интересна мощная пачка водорослевого известняка. Для верхней части пласта характерна пачка слабо доломитизированного известняка с обильными крупными текстуляриидами, криноидеями и одиночными кораллами. В обнажении у ст. Ныркова были встречены следующие фораминиферы: *Tuberitina* sp., *Globivalvulina bulloides* Brady, *Tetrataxis* sp., *Climacammina gigas* Sul., *Nodosaria bella* Lip. forma 2, *N.* longa Lip., *N. shikhanica* Lip., *N. mirabilis* Lip., *N. longissima* Sul., *N.* ex. gr. *procera* Raus. et Scherb., *N.* cf. *clavatoides* Raus. et Scherb., *Geinitzina spandeli* Tcherd., *Fusiella* sp.

В совершенно сходном прослое известняка у дер. Однобоковки также были встречены фораминиферы близкого видового состава, а именно: *Tuberitina* sp., *Globivalvulina bulloides* Brady, *Syzrania bella* Reitl., *Climacammina gigas* Sul. var. *oviformis* Mor., *Cl. major* Mor., *Nodosaria bella* Lip. forma *minima, N. longa* Lip., *N. wjatkensis* Tcherd., *N. mirabilis* Lip., *Geinitzina chapmani* Schub. var. *longa* Sul., *G.* ex gr. *spandeli* Tcherd., *Schubertella* ex gr. *obscura* Lee et Chen, *Sch.* ex gr. *sphaerica* Sul., *Fusiella* sp.

В нижней водорослевой пачке «складчатого» известняка, в обнажении у дер. Однобоковки, нередко встречаются параштаффеллы. К сожалению, они в большинстве случаев отличаются очень плохой сохранностью, позволяющей сделать только родовые определения. Форма раковинок этих параштаффелл, несколько сжатых с боков и с приостренным килем, позволяет определить их, как *Parastaffella bradyi* (Moell.) и *P. subrhomboides* Raus.

Одна из верхних пачек известняка «складчатого» наблюдалась в обнажении у ст. Ямы. По составу органических остатков и характеру их сохранности эта пачка соответствует пачке с кораллами, криноидеями и текстуляриидами, но шлифов из нее в нашем распоряжении, к сожалению, не оказалось.

Более подробно охарактеризован известняк «складчатый» в скважине у дер. Дробышево, где он состоит из двух основных пачек. Отобранные нами отсюда образцы происходят из верхней пачки, более богатой органическими остатками. Они представляют собой известняк с большим количеством мелкого и, реже, крупного детрита, иногда с фораминиферами. Среди органических остатков, как и в описанных выше образцах, встречаются обильные остракоды, много неопределимых обломков тонких створок (по-видимому, брахиопод), обломки мшанок, одиночных кораллов, редкие раковинки гастропод, обрывки синезеленых водорослей и др. Из фораминифер обильны: *Tuberitina callosa* Reitl., *Tuberitina* sp., *Globivalvulina* cf. *bulloides* Brady, *Syzrania bella* Reitl., *Climacammina* cf. *gigas* Sul., *Nodosaria mirabilis* Lip., *N. longissima* Sul., *N. wjatkensis* Tcherd., *Geinitzina postcarbonica* Spand., *G.* aff. *indepressa* Tcherd.

Такова в общих чертах характеристика «складчатого» известняка в центральной и северной частях восточного борта Бахмутской котловины. Он прослежен здесь на расстоянии около 60 км. Почти на всем этом простирании он представлен слабо доломитизированным известняком, слагающим мощный пласт сложного строения с большим количеством органических остатков, в том числе фораминифер, относящихся главным образом к лягенидам и, местами, к текстуляриидам. В последнее время этот пласт был встречен в районе Спеваковки и Шебелинки, т. е. примерно в 200 км от г. Артемовска, причем было установлено большое сходство

его с той разностью из Бахмутской котловины, которая содержит много лягенид и текстуляриид. По-видимому, во время образования этого пласта режим бассейна приближался к нормальному морскому вследствие более открытой связи его с окружающими водоемами. Влияние открытого морского бассейна выразилось в относительно более слабой степени доломитизации «складчатого» известняка и обилия в нем органических остатков, значительная часть которых характерна для нормальных морских бассейнов.

Тем не менее, и в этом пласте почти полностью отсутствуют фузулиниды, широко распространенные в аналогичных по возрасту отложениях других районов Европейской части Союза. Встречающиеся здесь в большом количестве лягениды отличаются некоторыми морфологическими особенностями — почти все они имеют двухслойную стенку, нередко достигающую значительной толщины, а также мелкие размеры при большом количестве камер.

Наибольший интерес для экологических исследований представляют те участки пласта складчатого, где были встречены швагерины, а именно обнажения у дер. Покровское и в 4 км к северу от нее по балке Вишневый яр. Швагерины встречаются здесь в массовом количестве, иногда почти целиком слагая породу. Это обилие их при почти полном отсутствии других фузулинид является первой отличительной особенностью рассматриваемого сообщества. Доломитизация пласта в этих участках более значительна, чем в остальных пунктах. Причины этого явления в настоящее время неясны. Возможно, что в обнажениях у дер. Покровское и у Вишневого яра наибольшее развитие имеет пачка, соответствующая доломиту 1 в обнажении и шахты «Анненка», а в более северных районах — другие пачки (вероятнее всего, сооответствующие сложному пласту, индексированному О. И. Галакой как пласт о′).

Швагерины «складчатого» известняка также отличаются характерными морфологическими особенностями, а именно: 1) мелкими размерами; 2) сильно уплотненным скелетом молодых оборотов вследствие присутствия массивных хомат или интенсивной складчатости септ; 3) слабым выражением скачка в высоте оборотов между юношеской и взрослой стадиями, характерного для представителей этого рода; 4) значительным количеством тесно свернутых оборотов ювенариума.

Очень интересен факт массовой гибели молодых особей швагерин в момент перехода от вздуто-веретенообразной юношеской стадии к шарообразной форме взрослых. Раковины молодых экземпляров швагерин, которые благодаря массивным хоматам и складчатым септам легко могут быть приняты за молодые экземпляры тритицитов, иногда в большом количестве встречаются в породе (см. табл. I, фиг. 6).

Рассматривая особенности швагерин «складчатого» известняка, можно заметить, что они носят тот же характер, что и отмеченные выше особенности лягенид,— в общих чертах они сводятся к тому, что раковина швагерин приобретает массивный скелет при малых размерах.

Сходная изменчивость, наблюдающаяся у многих видов фораминифер, позволяет считать, что в данном случае наблюдаются экологические изменения, выработанные в процессе приспособления к определенным условиям.

Бахмутская котловина дает чрезвычайно интересный материал для наблюдений над экологической изменчивостью фораминифер. Ограниченность территории и хорошая изученность геологического строения отложений, слагающих швагериновый горизонт, позволяет относительно хорошо осветить палеогеографическую обстановку времени их образова-

ния и попытаться поставить в связь с этой обстановкой морфологические особенности фораминифер.

В настоящее время имеются работы, в которых рассматривается влияние на комплексы палеозойских фораминифер отдельных факторов окружающей их среды. В значительном большинстве случаев выясняется зависимость фораминифер от характера грунтов и гидродинамического режима. Широко известна приуроченность некоторых комплексов к известнякам водорослевым, глинистым, грубодетритусовым и др. Д. М. Раузер-Черноусова (1950) отмечает обилие в рифовых фациях Ишимбая укороченных форм с уплотненным эндоскелетом, что автор считает реакцией на сильное механическое воздействие воды в области мелководья. О. А. Липина (1949) считает, что крупность зерна осадка является одним из важнейших факторов распределения мелких фораминифер. Д. М. Раузер-Черноусовой и Е. Л. Кулик (1949) выделен характерный тип известняка, отлагавшегося в условиях быстрого движения воды, в котором в большом количестве присутствуют прикрепленные фораминиферы (*Tolypammina, Trepeilopsis* и др.). Е. А. Рейтлингер (1950) отмечает приуроченность мелких тонкостенных туберитин к шламмовым известнякам. Н. Е. Бражникова и П. Д. Потиевская (1950) указывают на приуроченность мелких фораминифер (аммодисцид и других) к тонкозернистым глинистым осадкам и фузулинид — к детритусовым известнякам.

Эти примеры можно было бы умножить.

Глубина образования осадка также, вероятно, имеет некоторое значение при учете характерных особенностей сообществ фораминифер, но, безусловно, подчиненное. Последнее объясняется тем, что в общем почти все палеозойские известняки с фораминиферами являются более или менее мелководными образованиями в пределах от 0 до 100 м. При прочих равных условиях, как показывают наблюдения над современными биоценозами, изменение глубины бассейна в этом интервале существенного значения не имеет. Так, выделенная Д. М. Раузер-Черноусовой (1950) в Ишимбайском Приуралье фация больших глубин (до 500—600 м) выражена тонкими, глинистыми тонкослоистыми осадками с бедной органической жизнью. Встреченные здесь редкие мелкие фораминиферы принимаются автором за занесенные сюда из более мелководных отложений.

Температура воды бассейна является одним из важных факторов в распределении биоценозов современных фораминифер. К сожалению, его влияние на палеозойские сообщества почти не освещено в литературе. О. А. Липина (1949), изучавшая фациальную приуроченность верхнекаменноугольных и артинских фораминифер Ишимбайских погребенных массивов, отмечает присутствие эндотир, глобивальвулин и брэдиин в областях с более высокой, а гломоспир и толипаммин — в области с более низкой температурой. На обосновании определенных температур автор, к сожалению, почти не останавливается. Д. М. Раузер-Черноусова (1950) выделяет фацию подводного плато, подразделяемую ею на две подфации. Первая из них, по указанию автора, знаменует собой периоды резкой дифференциации температурного режима подводного плато, которая, возможно, стимулируется теплыми течениями, проходящими вдоль его окраин. Для второй подфации характерно наличие прослоев с обильными гломоспирами, указывающими на более низкую температуру.

Как постоянные величины в большинстве случаев рассматриваются соленость и газовый режим. Первое объясняется тем, что в большинстве случаев объектом изучения палеонтолога являются известняки или, значительно реже, терригенные породы.

Что касается газового режима, то фации палеозойских отложений,

в которых обычно встречаются фораминиферы, отличаются, по-видимому, нормальным количеством кислорода, достаточным для поддержания органической жизни на дне бассейна.

Наконец, следует упомянуть, что Д. М. Раузер-Черноусова и Е. Л. Кулик (1949) считают, что существенное влияние на сообщества фораминифер оказывали некоторые факторы, пока не поддающиеся нашему изучению. К ним относятся пищевые ресурсы или колебания температуры и химизма водоема, слишком незначительные для того, чтобы отразиться в породах.

Попытаемся теперь рассмотреть, следствием воздействия каких факторов явилась направленная изменчивость фораминифер (главным образом швагерин) Бахмутской котловины и какое место в систематике следует отвести образовавшимся здесь формам.

Глубина бассейна на территории котловины во время образования известняково-доломитовой и соленосной свит, в первой из которых преобладают терригенные породы, а во второй — ангидриты и каменная соль, была весьма незначительной. Небольшой величины она достигала и во время образования пласта складчатого, отдельные прослои которого содержат обильные водоросли, нередко относящиеся к сине-зеленым — весьма мелководным образованиям. К мелководным же организмам, как правило, относятся гастроподы и пелециподы, нередко встречающиеся в складчатом пласте.

В то же время обилие обволакивающих синезеленых водорослей в отдельных прослоях «складчатого» известняка указывает на подвижность водной среды, по крайней мере во время образования этих прослоев. По-видимому, глубина бассейна и гидродинамический режим его в данном случае не отличаются от тех, которые обычно бывают при образовании известняков, содержащих фораминифер.

Несколько выше обычной могла быть здесь температура воды бассейна. По мнению разных исследователей, климат во время отложения осадков известково-доломитовой и соленосной свит являлся аридным, приближавшимся к климату жарких пустынь. К такому же взгляду приводит анализ встреченной здесь флоры (Новик, 1949). Тем не менее М. Л. Левенштейн и Л. П. Нестеренко (1953) считают климат этого времени теплым, но не пустынным, хотя и отмечают, что постепенная аридизация климата на территории Донбасса в верхнем карбоне и перми является в настоящее время доказанной. Во всяком случае, есть основания полагать, что температура воды мелководного бассейна полузамкнутого характера, располагавшегося на территории, отличающейся теплым аридным климатом, могла быть довольно высокой.

О повышенной солености вод этого бассейна достаточно убедительно свидетельствуют весь комплекс осадков, слагающих свиты известняково-доломитовую (P_1^c) и соленосную (P_1^s), а также и состав и характер встречающихся в них органических остатков. При этом парагенезис карбонатных прослоев с ангидритами указывает на несомненную первичность доломитизации.

Разумеется, соленость бассейна во время образования карбонатных прослоев вообще и известняка «складчатого» в частности отклонялась от нормальной незначительно, иначе невозможно было бы объяснить богатство представителей органического мира в нем. Тем не менее, отсутствие многих представителей сем. Fusulinidae, характерных для одновозрастных отложений других районов, и специфические морфологические особенности населявших бассейн швагерин и, отчасти, лягенид указывают на не вполне нормальную соленость вод бассейна. По отношению других

карбонатных прослоев свит P_1^c и P_1^s, содержащих бедную и угнетенную фауну, это выступает еще более отчетливо.

Что касается газового режима, то можно полагать, что количество кислорода в данном бассейне было вполне достаточным для поддержания органической жизни. Это вообще характерно для бассейнов с повышенной соленостью, где плотность верхних слоев воды увеличивается благодаря испарению, что влечет вертикальную циркуляцию воды, вследствие чего кислород все время проникает в придонную часть бассейна.

Основными особенностями полузамкнутого, хотя временами очень обширного, морского бассейна на территории Бахмутской котловины во время образования известняково-доломитовой и соленосной свит являлись, следовательно, довольно высокая температура воды и повышенная соленость. В современных теплых морях, как известно, значительно повышается усвоение солей кальция населяющими бассейн организмами. Благодаря этому именно для теплых водоемов характерна фауна с массивными скелетами. В данном случае к тому же повышенная концентрация солей кальция и магния в воде облегчала это усвоение.

В то же время для южных морей вообще, а для бассейна с не вполне нормальной соленостью, в частности, неблагоприятно сказывающейся на органическом мире в особенности, характерны малые размеры представителей последнего, что мы наблюдаем и в данном случае. Таким образом, основные особенности морфологии швагерин известняка «складчатого» хорошо объясняются характером водоема, который они населяли.

По вопросу о систематическом положении швагерин, выработавших под влиянием указанных выше условий определенные признаки строения, можно сказать следующее.

Прежде всего следует отметить, что почти все встреченные в пласте «складчатом» швагерины относятся к группе *Schwagerina constans* Scherb. На это указывают постепенное возрастание у них высоты оборотов взрослой стадии, слабая обособленность ювенариума и развитые хоматы. Однако степень развития хомат у всех описанных представителей группы *Schwagerina constans* не достигает той величины, которая наблюдается у швагерин «складчатого» известняка. Интенсивная же складчатость септ, нередко наблюдающаяся у последних, у них вообще отсутствует.

Массивные хоматы во внутренних оборотах встречаются и у видов группы *Schwagerina tumida* (Lich.), описанной Б. К. Лихаревым из сафет-даронской рифовой толщи Дарвазского хребта. Однако для них характерно отчетливое обособление ювенариума, переход ко взрослой стадии путем резкого скачка в высоте спирали и значительное возрастание высоты оборотов во взрослой стадии раковины. Эти признаки настолько существенны, что объединение наблюдавшихся нами швагерин в одну группу с видами группы *Schw. tumida* не представляется возможным. Между тем, именно характер развертывания спирали как во внутренних, так и в наружных оборотах сближает швагерин «складчатого» известняка с видами группы *Schw. constans* Scherb.

Относящиеся к этой группе швагерины составляют основную массу изученного сообщества, причем среди них намечаются четыре отчетливые разности.

Первая характеризуется присутствием массивных хомат во внутренних оборотах и широкими осевыми сплетениями. Последний признак отличает эту разность от *Schw. constans*, описанной С. Ф. Щербович из средней и верхней зон швагеринового горизонта западного склона Урала, у которой хоматы в общем тоже развиты сильно.

Вторая разность отличается от первой выступающими осевыми конца-

ми, несколько удлиняющими раковину и образующими иногда экземпляры, по форме сходные с *Schw. ellipsoidalis* Raus.

Третья разность обладает наиболее массивным скелетом, укрепленным как хоматами, так и интенсивно складчатыми во внутренних оборотах септами.

Наконец, четвертая разность характеризуется интенсивной складчатостью септ во внутренних оборотах при почти полном отсутствии хомат.

Поскольку все описанные разности встречаются в одном сообществе, их очевидно, нельзя считать подвидами. Кроме того, против возможности их отнесения к подвидам говорит слишком ограниченный ареал распространения (все швагерины были встречены в двух обнажениях, расположенных в 4 км одно от другого), а также отсутствие ясности в вопросе о том, насколько выработанные признаки оказались устойчивыми и закрепленными наследственно, так как все описанные разности наблюдались в пределах одного пласта.

В то же время связь морфологических признаков описываемых швагерин с условиями их существования представляется достаточно отчетливой, и поэтому есть основания считать этих швагерин экологическими морфами. Последние образовались из видов группы *Schwagerina constans* Scherb., оказавшихся в условиях географической изоляции в тепловодном, несколько осолоненном бассейне. Совместное нахождение различных морф и неясность в вопросе об устойчивости выработанных признаков не являются препятствиями для выделения экологических морф.

Всего нами было выделено три экологические морфы, обозначенные как *Schwagerina constans* Scherb. morpha *callosa, Schw. constans* Scherb. morpha *crassa* и *Schw. constans* Scherb. morpha *bachmutica.*

В пределах первой морфы описываются две формы — forma *ronda* и forma *acuminata.*

Наряду с экологическими морфами *Schwagerina constans,* занимающими преобладающее место в сообществе швагерин, в «складчатом» известняке были встречены редкие или единичные представители других ранее известных видов, также характеризующихся уплотненным скелетом вследствие развития хомат или интенсивной складчатости септ во внутренних оборотах. Эти представители также были выделены в экологические морфы, но условно, так как эти признаки носят у них, по-видимому, более или менее случайный характер, чем объясняется незначительное количество таких особей. К ним относятся *Schw. kumajica* Scherb. morpha *callosa* и *Schw. fusiformis* Krot. var. *plicata* Scherb. morpha *callosa.* Вследствие небольшого количества материала эти морфы нами не описываются, хотя изображения их приводятся на табл. I, фиг. 3 и 4.

В этом же сообществе встречаются единичные мелкие экземпляры ранее известных видов, не выработавшие новых приспособлений, а именно: *Schw. moelleri* Raus., *Schw. sphaerica* Scherb., *Schw. pavlovi* Raus. и *Schw. constans* Scherb. Они играют здесь совершенно подчиненную роль, а их мелкие размеры подчеркивают их угнетенный характер.

Трудно в настоящее время сказать, почему массивность скелета благоприятно отразилась на жизнеспособности бахмутских швагерин. Однако то, что это действительно было так, подтверждается резким количественным преобладанием массивных швагерин в изучаемом сообществе и фактом массовой гибели швагерин в момент перехода от массивных молодых оборотов к взрослым, имеющим обычное строение.

Неясными остаются также и еще некоторые факты. Так, неизвестна причина, по которой именно швагерины оказались наиболее приспособленными к жизни в несколько особых условиях, в то время как многие

веретенообразные фузулиниды, как *Daixina, Rugosofusulina, Pseudofusulina* и другие, здесь почти полностью отсутствуют. Кроме того, трудно объяснить сейчас, почему и сами швагерины встречены только в двух участках известняка «складчатого», в то время как в других пунктах фузулиниды представлены редкими шубертеллами, фузиеллами, а в одном пункте — параштаффеллами. Выяснение этих вопросов, несомненно, прольет свет на биологию фузулинид. Тем не менее, нам казалось интересным уже сейчас описать некоторых швагерин бахмутской котловины и остановиться на вопросе о причинах их специфических морфологических особенностей.

ОПИСАНИЕ ВИДОВ

Сем. Fusulinidae Moeller

Род *Schwagerina* Moeller, 1877

Группа *Schwagerina constans* Scherbovich.
Schwagerina constans* Scherbovich morpha *callosa* forma *ronda

Табл. I, фиг. 1,2

Раковина сферическая, с очень слабо выступающими широко закругленными осевыми концами. Внутренние $4^1/_2$ оборота вздуто-веретенообразные со слабо приостренными концами. Отношение $L : D$ в наружных оборотах изменяется в пределах 0,97—1,11, во внутренних — 1,74—1,97. Переход от вздуто-веретенообразной формы к шарообразной совершается довольно поздно и не очень резко.

Размеры довольно крупные для швагерин, встреченных в исследуемом материале. При $7^1/_2$ оборотах D = 3,70—3,21 мм, L = 3,60—4,32 мм; при 8 оборотах D = 3,93—4,17 мм, L = 4,32—4,63 мм. Число оборотов — 7—8.

Начальная камера сферическая, с диаметром, изменяющимся в пределах 75—100 μ. Спираль тесно свернутая в $4^1/_2$ внутренних оборотах, диаметр которых изменяется в пределах от 0,70 до 0,85 мм; после этого высота оборотов возрастает относительно быстро, достигая максимальной величины в шестом и седьмом оборотах; восьмой оборот или только вторая его половина снова несколько уменьшается в высоте (старческий признак). Значения высоты двух половин каждого оборота у одного из типичных экземпляров приводятся в следующей таблице (в мм):

№ экз.	Начальная камера	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
28	0,10	0,03 0,05	0,05 0,05	0,06 0,07	0,10 0,10	0,17 0,32	0,45 0,50	0,52 0,54	0,40 0,43

Утолщение стенки происходит по мере роста раковины. В последних оборотах толщина ее достигает 75 μ. Септы тонкие, слегка волнистые во внутренних и одном или двух последних оборотах. В осевых концах септы образуют мелко- или среднеячеистое сплетение, узкое во внутренних оборотах и резко расширяющееся в двух наружных. Хоматы во внутренних оборотах массивные, обычно довольно длинные, большею частью

имеющие более крутой склон в сторону устья, хотя это не всегда прослеживается отчетливо. В наружных оборотах хоматы имеют вид слабо выступающих бугорков или не прослеживаются.

Устье отчетливо видно только во внутренних оборотах, где оно узкое или умеренной ширины.

Сравнение. Характер развертывания спирали заставляет отнести описываемую форму к группе *Schwagerina constans* Scherb. Массивность внутренних оборотов также сближает ее с *Schw. constans* Scherb., от которой она отличается более волнистыми септами и более широкими осевыми сплетениями. Отличия от других описываемых форм приводятся в описании последних.

Местонахождение. Известняк «складчатый» в обнажениях у дер. Покровское (балка Погребняк яр) и по балке Вишневый яр — центральная часть восточного крыла Бахмутской котловины.

Возраст. Средняя зона швагеринового горизонта, ее верхняя часть.

Schwagerina constans Scherbovich morpha *callosa* forma *acuminata*

Табл. I, фиг. 5; табл. II, фиг. 1

Раковина субшарообразная, с довольно сильно выступающими концами, у большинства экземпляров наблюдается очень слабое сжатие раковины по диаметру, более редкие экземпляры имеют почти правильно шарообразную форму. Переход от внутренних оборотов к наружным не резкий и выражается в возрастании высоты оборотов одновременно с постепенным укорачиванием и закруглением концов. Отношение $L : D$ во взрослых оборотах равно 1,17—1,33, в юношеских — 1,79—2,17.

Размеры довольно крупные: $D = 3{,}40—4{,}22$ мм, $L = 4{,}01—4{,}94$ мм. Число оборотов — $7^1/_2—8^1/_2$.

Начальная камера сферическая, с диаметром в 75—100 μ. Спираль довольно тесно навита до $4^1/_2—5^1/_2$ оборотов, хотя высота четвертого и пятого оборотов возрастает быстрее предыдущих; резкое возрастание высоты наблюдается в шестом обороте, максимальной высоты достигает седьмой оборот, в восьмом же иногда обнаруживается некоторое уменьшение высоты. Значение высоты двух половин каждого оборота у одного из типичных экземпляров приведено в следующей таблице (в мм):

№ экз.	Начальная камера	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
10	0,08	0,02 0,02	0,03 0,03	0,04 0,05	0,05 0,08	0,10 0,15	0,20 0,40	0,50 0,52	0,59 0,40	0,35 —

Стенка постепенно возрастает в толщине по мере роста раковинки, достигая в последних оборотах 75—100 μ. Септы тонкие, большею частью почти прямые или слабо волнистые. В осевых концах септы образуют мелко- и среднеячеистое сплетение, иногда узкое по всей длине раковины, иногда расширяющееся в двух последних оборотах. Хоматы во внутренних оборотах массивные, несколько асимметричные, высокие, с более крутым склоном в сторону устья и более пологим в сторону осевых концов. В наружных оборотах хоматы имеют вид асимметричных бугорков; однако хоматы здесь присутствуют не всегда.

Устье довольно быстро расширяющееся от внутренних оборотов к наружным. Отчетливо видно только во внутренних оборотах.

Сравнение. Описываемая форма также относится к группе *Schwagerina constans* Scherb. и отличается от нее массивностью внутренних оборотов и выступающими осевыми концами, несколько удлиняющими раковину. Последний признак отличает ее и от описанной выше *Schw. constans* Scherb. morpha *callosa* forma *ronda*. Некоторые экземпляры, слегка сжатые по диаметру, по внешней форме напоминают *Schw. ellipsoidalis* Raus., отличаясь от нее более короткой раковиной, характером развертывания спирали и массивностью внутренних оборотов.

Местонахождение. Частая форма в «складчатом» известняке из обнажений у дер. Покровское (балка Погребняк яр и Дончиков яр) и по балке Вишневый яр.

Возраст. Средняя зона швагеринового горизонта, его верхняя часть.

Schwagerina constans Scherbovich morpha *crassa*

Табл. II, фиг. 3,4

Раковина шарообразная, с широко закругленными или слабо выступающими концами. Внутренние обороты имеют вздуто-веретенообразную форму, постепенно переходящую в шарообразную; резко обособленной юношеской стадии не наблюдалось. Отношение $L : D$ у взрослых экземпляров равно 1,0—1,14, у одного экземпляра — 0,88. В юношеских оборотах, число которых изменяется от $4^1/_2$ до $5^1/_2$, $L : D = 1{,}53—1{,}87$.

Размеры средние. Диаметр изменяется в пределах от 3,34 до 3,96 мм, длина — 3,19—4,27 мм. Число оборотов — $7—8^1/_2$.

Начальная камера изменяется в пределах 75—100 μ. Спираль тесно свернута во внутренних $3—3^1/_2$ оборотах, после чего она возрастает довольно быстро, но без резкого скачка; максимальную высоту имеет шестой, седьмой и первая половина восьмого оборота, после чего высота оборотов вновь уменьшается. Значения высоты двух половин каждого оборота типичного экземпляра приведены в таблице (в мм):

№ экз.	Начальная камера	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
24	0,08	0,03 0,03	0,04 0,05	0,07 0,07	0,10 0,12	0,17 0,22	0,26 0,35	0,55 0,43	0,47 0,43	0,45

Стенка возрастает в толщину по мере роста раковины. В последних оборотах ее толщина достигает 75—100 μ. Септы сильно волнистые во внутренних $5—5^1/_2$ оборотах, где они часто образуют петли и, реже, невысокие округлые арочки; в наружных оборотах волнистость септ ослабевает, но иногда волны или небольшие арочки прослеживаются по всей длине какого-либо оборота. В осевых концах наблюдается мелко- или среднеячеистое сплетение, узкое, но в последнем обороте иногда довольно резко расширяющееся. Хоматы во внутренних оборотах массивные, изменчивой формы, большей частью удлиненные, но иногда высокие и укороченные. В наружных оборотах хоматы имеют форму бугорков, не везде отчетливо прослеживающихся.

Устье узкое и довольно высокое во внутренних оборотах, умеренной ширины и высоты — в наружных.

Сравнение. Наибольшее сходство, обусловливаемое присутствием массивных хомат, описываемая форма имеет с *Schwagerina constans* Scherb. morpha *callosa*. Характерным признаком, заставляющим описать ее самостоятельно, является волнистость и складчатость септ, интенсивная во внутренних оборотах и более слабая в наружных, но почти постоянно наблюдающаяся. Кроме того, эта форма отличается наиболее постепенным развертыванием спирали. От *Schw. constans* Scherb. morpha *callosa* forma *acuminata* отличается, кроме того, отсутствием выступающих концов раковины.

Местонахождение. Дер. Покровское (обнажения по балкам Погребняк яр и Дончиков яр) и балка Вишневый яр.

Возраст. Средняя зона швагеринового горизонта, ее верхняя часть.

Schwagerina constans Scherbovich morpha *bachmutica*

Табл. II, фиг. 2,5

Раковина субшарообразная, слегка сплющенная по диаметру, с широко закругленными или выступающими концами. Внутренние $4^1/_2$—5 оборотов имеют вздуто-веретенообразную форму со слабо приостренными концами. Отношение $L:D$ в наружных оборотах равно 1,07—1,23, во внутренних — 1,7—2,22.

Отличается крупными размерами среди швагерин описываемого сообщества. D = 3,46—3,86 мм, L = 4,12—5,15 мм. Число оборотов — $7^1/_2$—8.

Начальная камера сферическая, с диаметром в 75—100 μ. Спираль тесная, во внутренних $4^1/_2$—5 оборотах диаметр изменяется в пределах от 0,72 до 1,05 мм. После этого обороты довольно резко возрастают в высоту. Значение высоты двух половин каждого оборота приводится в следующей таблице (в мм):

№ экз.	Начальная камера	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
11	0,09	0,04 0,05	0,05 0,06	0,08 0,10	0,10 0,12	0,20 0,50	0,50 0,50	0,35 0,37	0,37

Стенка в последнем обороте достигает 75—100 μ толщины. Септы тонкие, интенсивно складчатые во внутренних оборотах и сильно волнистые в наружных. Складчатость во внутренних оборотах неправильная; наблюдаются широкие или очень узкие невысокие арочки. Иногда складчатость заменяется сильной волнистостью септ, образующих мелкие петли. Волнистость септ, хотя слабая, наблюдается и во взрослых оборотах. В осевых концах септы образуют мелко- или среднеячеистое сплетение, узкое во внутренних и несколько расширяющееся в 1—2 последних оборотах. Хоматы обычно слабо выражены по всем оборотам, хотя во внутренних они местами иногда достигают значительной величины. Во взрослых оборотах прослеживаются с трудом.

Устье узкое во внутренних оборотах и довольно широкое и низкое — в наружных.

Сравнение. Эта морфа отличается от всех описанных выше интенсивной складчатостью септ и более слабым развитием хомат во внутренних оборотах. Кроме того, от *Schw. constans* Scherb. morpha *callosa* и *Schw. constans* Scherb. morpha *crassa* описываемая морфа отличается несколько уплощенной формой раковины. От последней морфы она отличается также несколько более резким скачком в возрастании высоты спирали при переходе от юношеской стадии к взрослой.

Местонахождение. Дер. Покровское (обнажения по балкам Погребняк яр и Дончиков яр) и балка Вишневый яр.

Возраст. Средняя зона швагеринового горизонта, ее верхняя часть.

Все оригиналы хранятся в Музее Геологического института Академии наук СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Банковский В. А. Изменения физико-географических условий в верхнем карбоне Донецкого бассейна в связи с проявлением тектонических движений. Изв. Акад. наук СССР, сер. геол., 1954, № 1.

Бражникова Н. Е., Потіевська П. Д. До вивчення зміни фауни форамініфер в залежності від фаціальных умов. Геол. журн. Акад. наук. Укр.РСР. 1950, 5, вып. 2.

Киреева Г. Д. и Нестеренко Л. П. О швагериновых слоях Донецкого бассейна. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., 1955, № 4.

Левенштейн М. Л. и Нестеренко Л. П. О верхнекаменноугольных отложениях Донецкого бассейна в связи с вопросом о времени проявления основной фазы Донецкого горообразования. Докл. Акад. наук СССР, 1953, 93, № 6.

Липина О. А. Мелкие фораминиферы погребенных массивов Башкирии. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1949, вып. 105, геол. сер., № 35.

Нестеренко Л. П. О стратиграфии пермских отложений Донецкого бассейна. Докл. Акад. наук СССР, 1955, 101, № 2.

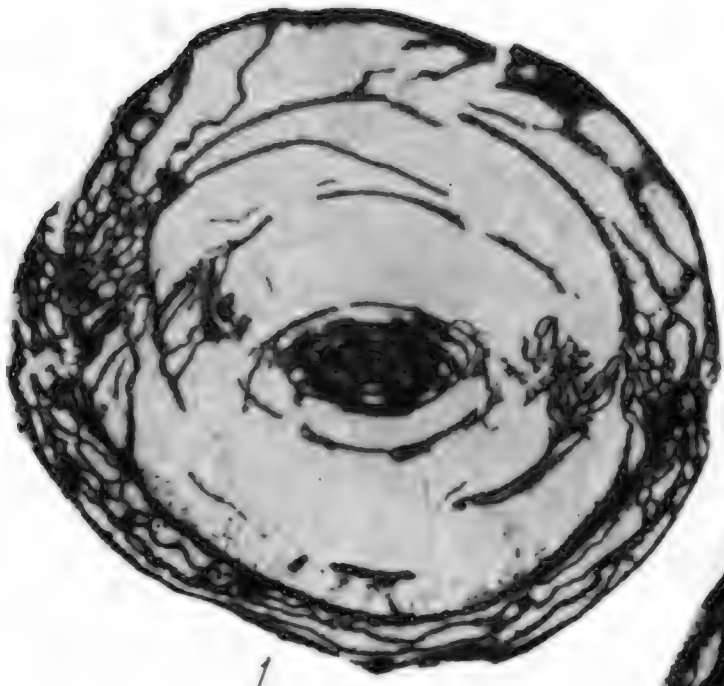
Новик К. О. Підрозділ по флорі камяновугільних відклодів західної частини Донбассу, Кальміус — Торецька Уголовина. В кн.: Юбилейный сборник, т. 2, Киев, Изд-во Акад. наук УРСР, 1949.

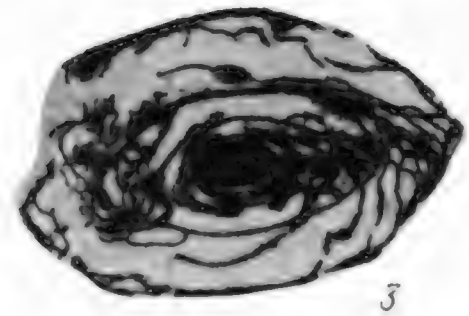
Раузер-Черноусова Д. М. Фации верхнекаменноугольных и артинских отложений Стерлитамакско-Ишимбайского Приуралья (на основе изучения фузулинид). Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1950, вып. 119.

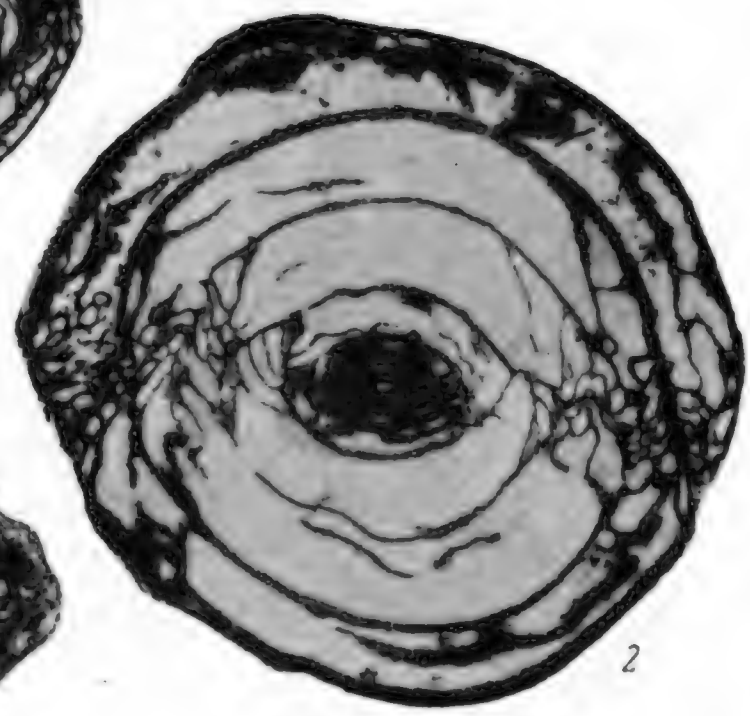
Раузер-Черноусова Д. М. и Кулик Е. Л. Об отношении фузулинид к фациям и о периодичности их развития. Изв. Акад. наук СССР, сер. геол., 1949, № 6.

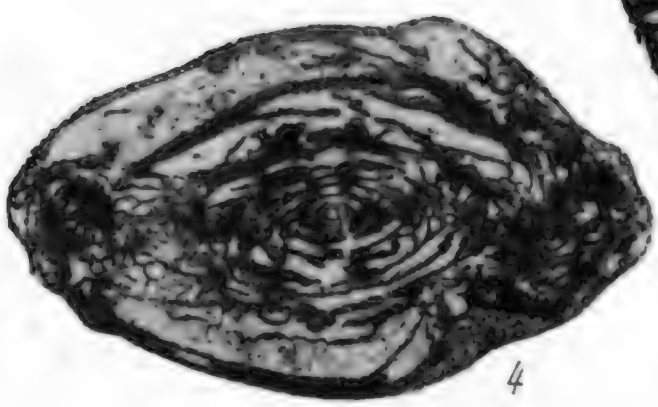
Раузер-Черноусова Д. М. и Щербович С. Ф. Швагерины Европейской части СССР. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1949, вып. 105.

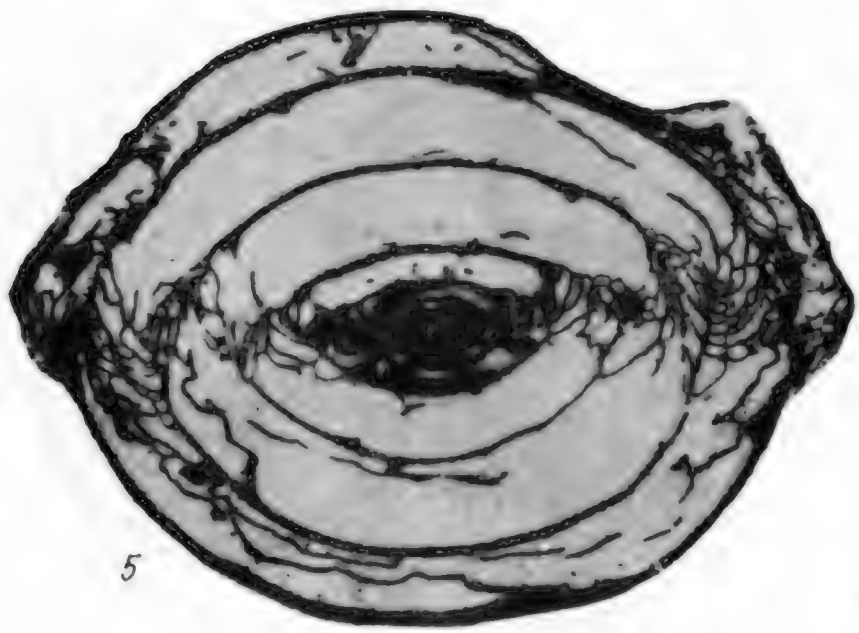
Рейтлингер Е. А. Фораминиферы среднекаменноугольных отложений центральной части Русской платформы. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1950, вып. 126.

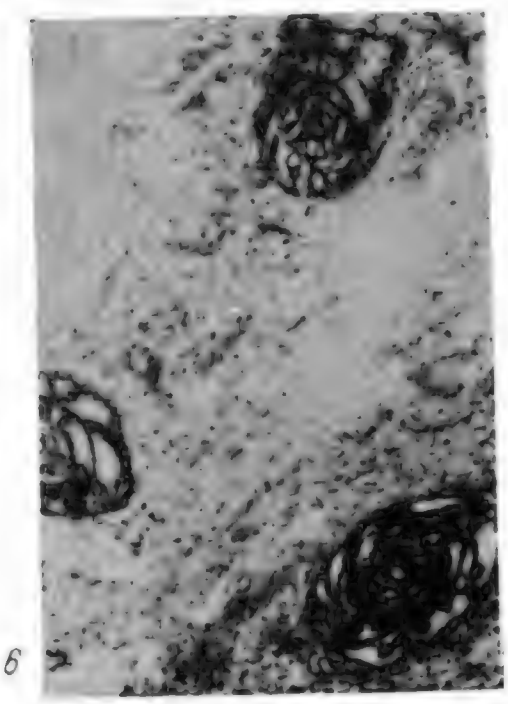

1


3


2


4


5


6

Все фигуры даны с увелич. 15

Фиг. 1. *Schwagerina constans* Scherb. morpha *callosa* forma *ronda*. Осевое сечение типичного экземпляра. Известняк «складчатый» в обнаж. у дер. Покровское. Экз. № 92/3405, хранится в музее Геологического института Академии наук СССР.

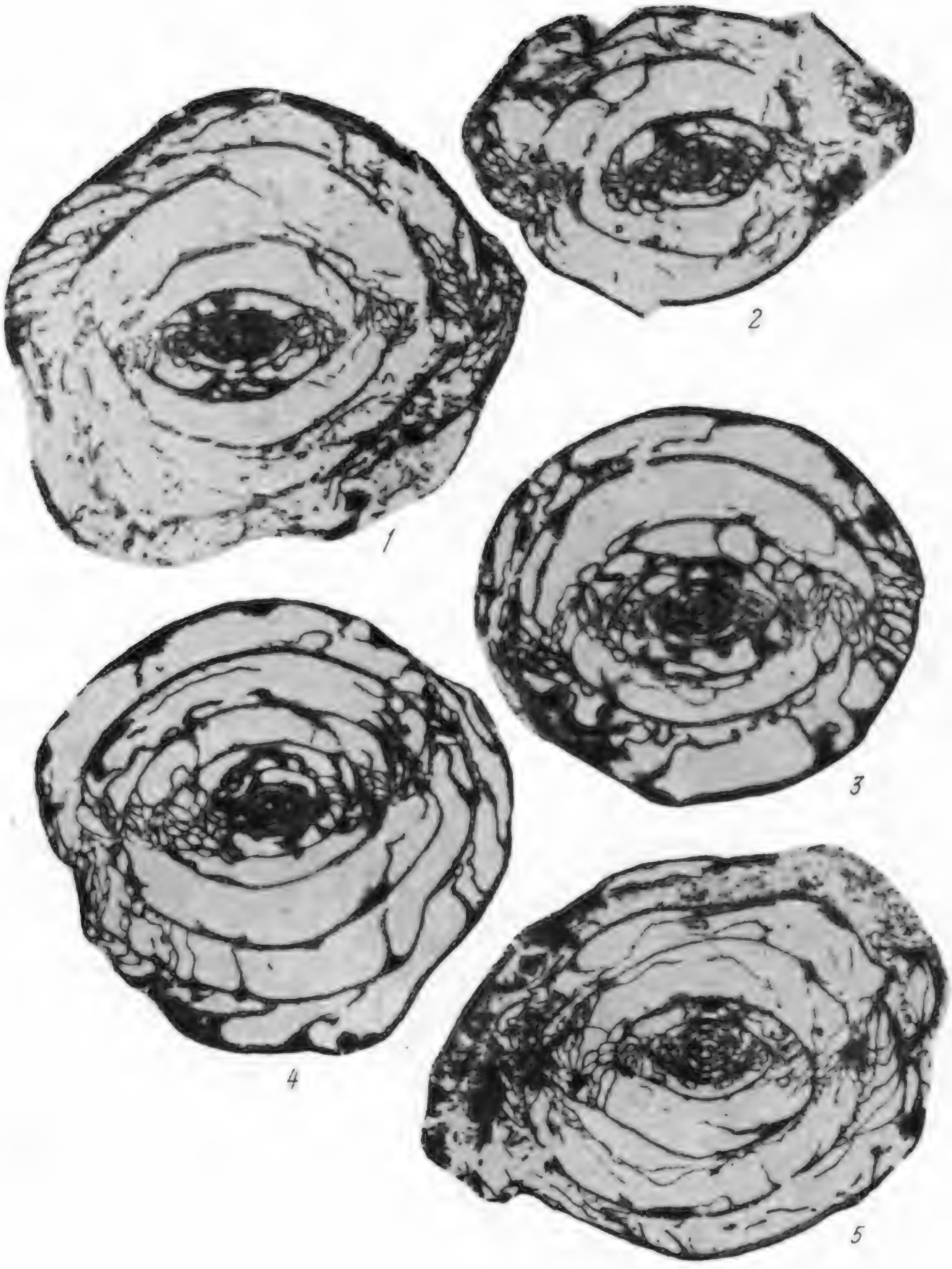
Фиг. 2. То же, экз. № 93/3405, хранится там же.

Фиг. 3. *Schwagerina kumajica* Scherb. morpha *callosa*. Осевое сечение мелкого экземпляра. Там же, экз. № 99/3405, хранится там же.

Фиг. 4. *Schwagerina fusiformis* Krot. var. *plicata* Scherb. morpha *callosa*. Осевое сечение. Там же, экз. № 91/3405, хранится там же.

Фиг. 5. *Schwagerina constans* Scherb. morpha *callosa* forma *acuminata*. Осевое сечение несколько уплощенного экземпляра. Там же, экз. № 94/3405, хранится там же.

Фиг. 6. Молодые экземпляры швагерин в породе. Там же.



Все фигуры даны с увелич. 15

Фиг. 1. *Schwagerina constans* Scherb. morpha *callosa* forma *acuminata*. Осевое сечение типичного экземпляра. Известняк «складчатый» в обнаж. у дер. Покровское. Экз. № 95/3405, хранится в музее Геологического института Академии наук СССР.

Фиг. 2. *Schwagerina constans* Scherb. morpha *bachmutica*. Осевое сечение экземпляра с разрушенным наружным оборотом. Там же, экз. № 99/3405.

Фиг. 3. *Schwagerina constans* Scherb. morpha *crassa*. Осевое сечение типичного экземпляра. Доломит в обнаж. у дер. Покровское. Экз. № 96/3405.

Фиг. 4. То же. Осевое сечение наиболее складчатого экземпляра. Там же, экз. № 97/3405

Фиг. 5. Осевое сечение типичного экземпляра. Там же, экз. № 98/3405.

В. А. КРАШЕНИННИКОВ

(Всесоюзный научно-исследовательский геолого-разведочный нефтяной институт — ВНИГНИ)

О СТРОЕНИИ УСТЬЯ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НОНИОНИД И ЭЛЬФИДИИД

Одним из основных систематических признаков строения раковины фораминифер являются форма и положение устья. Это обстоятельство установлено всей практикой микропалеонтологических исследований и отражено в схемах классификации фораминифер Дж. Геллоуэя (Galloway, 1933), Д. Кешмэна (Cushman, 1950), Глесснера (Glassner, 1948), где признаку строения устья придается по большей части таксономическое значение признака родов и семейств. Морфологические наблюдения подтверждаются в известной мере физиологическими исследованиями. Например, наблюдения Е. Майерса (Myers, 1943) над процессом питания *Elphidium crispum* (L.) показали, что хотя псевдоподии и захватывают обломки диатомей, гаметы водорослей и т. д., однако переваривание пищи происходит в основном внутри раковины, причем пища попадает в раковину, естественно, только через устье. Следовательно, с устьем связана вполне определенная важнейшая функция микроорганизма — питание.

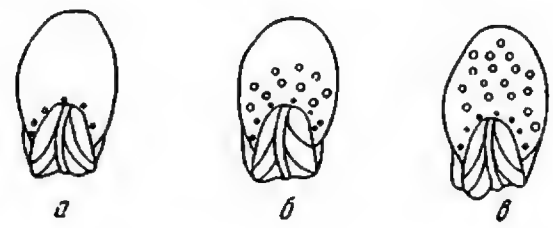
Однако у многих родов и видов фораминифер устье подвержено сильной изменчивости, тогда как остальные признаки строения почти неизменны или изменяются в небольших пределах. В этом случае оценить систематическое значение устья становится гораздо труднее и мнения разных исследователей могут сильно отличаться.

С подобным явлением мы встречаемся у представителей родов *Elphidium, Nonion, Astrononion, Canalifera* и *Elphidiella,* когда в пределах рода имеется три типа устья: простое щелевидное, сложное однорядное (ряд отверстий по базальному краю септальных перегородок) и сложное ситовидное. Имевшийся в нашем распоряжении материал из миоценовых отложений Подолии и Северного Кавказа, а также из Баренцова и Охотского морей позволяет высказать некоторые соображения об изменении устья и значении его для систематики фораминифер.

Устье у всех видов *Elphidium* из миоценовых отложений Подолии и Северного Кавказа представляет собой ряд мелких округленных отверстий (фиг. 1*а*) в основании септальной перегородки, так называемое дырчатое устье. Но у многих экземпляров этих же видов наблюдаются 2—3 ряда отверстий вплоть до того, что вся устьевая поверхность становится прободенной серией неправильно расположенных отверстий (фиг. 1*б*, *в*). В последнем случае мы имеем дело уже с другим типом устья — ситовидным. Экземпляры *Elphidium* с ситовидным устьем не

представляют редкости и были встречены почти в каждом образце, хотя они всегда по численности уступают экземплярам с обычным типом устья. Естественно возникает вопрос, имеет ли характер строения устья в данном случае какое-нибудь значение для выделения систематических единиц, а если имеет, то какое.

Располагая большим количеством экземпляров *Elphidium,* можно подобрать бесчисленное множество пар особей какого-либо вида, находящихся на одних и тех же стадиях индивидуального развития, но обладающих двумя типами устья — ситовидным и обычным, т. е. рядом отверстий, расположенных по базальному краю перегородки. Если последовательно взламывать препаровальной иглой камеры раковин с ситовидным устьем, то можно наблюдать, как оно постепенно сменяется 2—3 рядами отверстий и далее превращается в обычное однорядное. Иногда эта смена протекает довольно быстро (через 6—7 камер), иногда однорядное устье появляется только в первом обороте.



Фиг. 1. Устьевые поверхности рода *Elphidium*: *а* — нормальное однорядное устье; *б* — устье, переходное между этими двумя крайними типами; *в* — ситовидное устье.

Эти факты указывают на то, что ситовидное устье не является новоприобретенным и закрепившимся в процессе онтогенеза признаком, свойственным всем особям определенных видов *Elphidium.* Действительно, изменение устья наблюдается и у микро-, и у макросферических поколений многих видов *Elphidium,* но большинство микро- и макросферических особей тех же самых видов *Elphidium* характеризуются обычным однорядным устьем на самых последних стадиях своего индивидуального развития.

Нам кажется, что переход однорядного устья в ситовидное у отдельных экземпляров рода *Elphidium,* находящихся на поздних стадиях развития, отражает зависимость этих микроорганизмов от изменений окружающей среды. Возможно, что происходит резорбция (растворение) перегородок фораминифер по мере их роста, так как в некоторых случаях требуется более свободное сообщение протоплазмы фораминифер со средой обитания. Скорее всего причины этого явления могут быть установлены не на ископаемом материале, а путем наблюдений над современными фораминиферами в их естественной обстановке. Для нас же в данном случае важно то, что различное строение устья не имеет таксономического значения и выделение эльфидиумов с ситовидным устьем и однорядным устьем в особые роды, подроды или виды было бы явной ошибкой.

В связи с этим необходимо отметить, что в 1948 г. Дж. Кешмэн и П. Бронниман (Cushman a. Bronniman, 1948), основываясь на различии формы устья, выделили из состава рода *Elphidium* новый род *Cribroelphidium.* Последний отличался от первого только ситовидным устьем, остальные признаки были совершенно тождественны. В свете изложенного выше о строении устья рода *Elphidium* из материала Подолии следует поставить под сомнение правильность выделения рода *Cribroelphidium.*

По-видимому, этот род пока что должен быть введен в синонимику рода *Elphidium*. Конечно, вполне можно допустить существование видов *Elphidium* с ситовидным устьем, у которых этот признак постоянный, свойственный всем экземплярам как макро-, так и микросферических генераций. Вид, послуживший Кешмэну и Бронниману основанием для выделения нового рода *Cribroelphidium* (*Cr. kugleri* Cushm. et Br.), нами не наблюдался. Но если ситовидное устье у этого вида постоянный, закрепившийся признак, то и тогда, на наш взгляд, признак имеет не родовое, а более низкое систематическое значение, так как остальные черты строения раковины в данном случае остаются теми же самыми [1].

Очевидно, что правильный вывод о систематическом значении ситовидного устья можно сделать на основе тщательного изучения строения устья в процессе индивидуального развития, чтобы установить, насколько этот признак постоянный. В противном случае выделение фораминифер с ситовидным устьем в особые роды или виды будет представлять образец формального подхода к выделению систематических единиц на основании морфологических признаков.

Существенно иным типом устья характеризуются некоторые виды *Elphidium* из миоценовых и плиоценовых отложений восточных районов СССР (Волошинова и Даин, 1952). Так, у *Elph. nutovoense* Borovleva, *Elph. tenerum* Volosh. и *Elph. sachalinense* Volosh. устье ситовидное со щелевидным отверстием по базальному краю перегородок. Еще более резко отличается устье у *Elph. rugulosum* Cushman et Wickenden, которое имеет вид простой щели. Необходимо отметить, что этот вид отличается от *Elphidium articulatum* (Orb.) почти только характером устья; у первого из них оно щелевидное, у второго — ситовидное. Наконец, у *Elph. vulgare* Volosh. на ранней стадии развития раковины устье представлено щелью, по мере нарастания камер над щелью появляются округлые отверстия, а у сформировавшихся особей сама щель разбивается на округлые отверстия, и устье становится ситовидным.

Виды *Elphidium* со щелевидным устьем известны и за пределами СССР. Так, в верхнеэоценовых отложениях Техаса встречается *Elph. texanum* (Cush. et Applin), в олигоцене Германии — *Elph. criptostomum* (Egger), в миоцене Франции — *Elph. glabratum* Cushm., в миоцене и плиоцене Флориды — *Elph. fimbriatulum* (Cushm.), в современных морях — *Elph. lidoense* Cushm. По данным Дж. Кешмэна (Cushman, 1939), щелевидное устье у *Elph. criptostomum* (Egger) и *Elph. fimbriatulum* (Cushm.) иногда подразделяется или частично подразделяется перемычками на ряд отверстий.

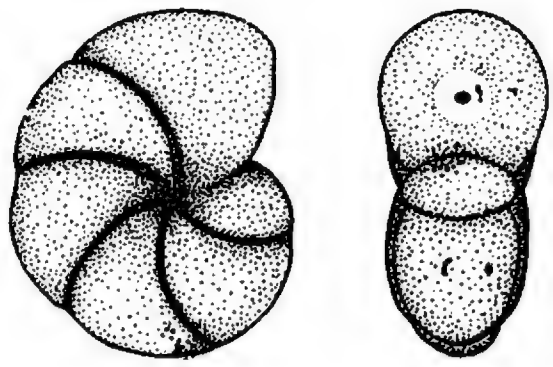
Таким образом, строение устья в пределах рода *Elphidium* может меняться очень сильно. В нашем материале виды *Elphidium* со щелевидным или ситовидным с добавочной щелью устьем встречены не были, литературных же данных слишком мало, чтобы установить значение этих типов устья для систематики представителей рода *Elphidium*, к тому же эти данные неполные. Например, Н. А. Волошинова, описав строение устья на различных возрастных стадиях экземпляров *Elph. vulgare*, не указывает, как часто встречается изменение устья, свойственно ли оно всем экземплярам этого вида или нет, для каких поколений (микро-, макросфе-

---

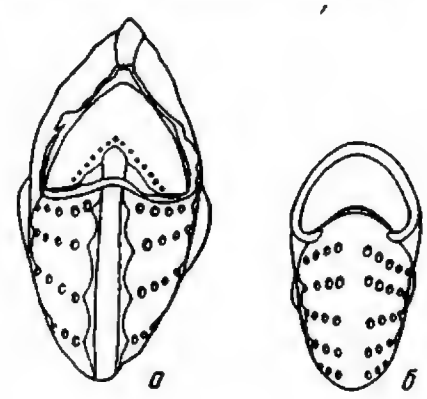
[1] В понимании И. Таи (Tai, 1955) род *Cribroelphidium* на поздних стадиях развития характеризуется устьем в виде одного крупного отверстия в средней части устьевой поверхности (аналогично роду *Paranonion* среди нонионид) — фиг. 2. Возможно, что в этом понимании *Cribroelphidium* действительно представляет самостоятельную родовую единицу, но тогда его диагноз будет значительно отличаться от первоначального диагноза Дж. Кешмэна и П. Бронниана.

рических) оно характерно и т. д. Необходимо дальнейшее тщательное изучение этих своеобразных представителей *Elphidium*.

В 1953 г. из состава рода *Elphidium* нами (Крашенинников, 1953) был выделен новый род *Canalifera* на основании системы внутренних спиральных каналов, зернистой микроструктуры стенки и иного строения септальных мостиков. К новому роду относятся два вида с различными типами



Фиг. 2. Строение устьяу *Cribroelphidium tomitai* Tai.; × 32. Миоцен Японии.



Фиг. 3. Дырчатое устье (*а*) *Canalifera eichwaldi* (Bogd.) и щелевидное устье (*б*) Canalifera clara Kr. × 40.

устья: щелевидным устьем [*C. eichwaldi* (Bogd.)] и устьем из ряда мелких отверстий в основании септальных перегородок (*C. clara* Krash. nom. msc.) — фиг. 3. Взламывание камер этих форм показало, что характер устья сохраняется и на начальных стадиях развития. Нам кажется, что было бы неправильным относить *Canalifera eichwaldi* (Bogd.) и *C. clara* Krash. nom. msc. к разным родам, так как остальные черты их строения различаются только как видовые признаки. Представляется более правильным объединить их в пределах одного рода, выделив два подрода: подрод *Canalifera,* устье которого выражено рядом отверстий по базальному краю септальных перегородок, и подрод *Criptocanalifera* с медианным щелевидным устьем. Представителем первого подрода является *Canalifera eichwaldi* (Bogd.), представителем второго — *C. clara* Krash. nom. msc. Необходимо подчеркнуть, что выделенные подроды фораминифер остаются в пределах одного рода *Canalifera* только благодаря наличию общих признаков родового порядка (например, двух спиральных каналов, микроструктуры стенки и т. д.), не менее важных, чем признак строения устья.

Крайнего разнообразия достигает строение устья в пределах рода *Nonion*. Большинство видов этого рода обладает щелевидным устьем, но уже в 1884 г. Брэди приводит описание *N. orbiculare* (Brady), устье которого представляет ряд отверстий в основании септальных перегородок. Теперь известно много видов с таким устьем: *Nonion subgranosus* (Egger), *N. roemeri* Cushm., *N. dollfusi* Cushm., *N. schwageri* Cushm., *N. martkobi* Bogd., *N. umbostelligerum* Ser., *N. artifex* Ser., группа видов из майкопских отложений Предкавказья, выделенные А. К. Богдановичем.

У всех экземпляров *Nonion subgranosus* (Egger), *N. martkobi* Bogd., *N. artifex* Ser., *N. umbostelligerum* Ser. (фиг. 4*а*), встреченных нами в миоценовых отложениях Подолии, признак строения устья выдерживается очень четко, и щелевидное устье никогда не встречается. Мы последовательно взламывали иглой камеры раковинок *N. subgranosus* (Egger) и *N. artifex* Serova, но щелевидное устье на ранних стадиях развития ни в одном из случаев наблюдать не удалось. С чем это связано, сказать трудно. Возможно, что все исследованные экземпляры относились к мак-

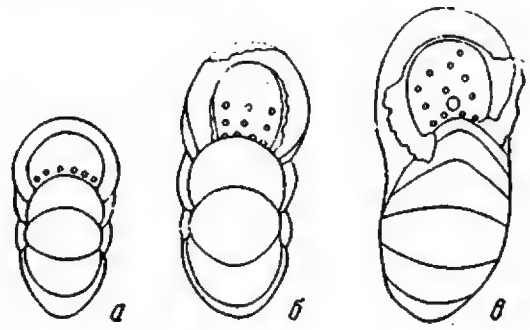
росферическому поколению, к тому же наблюдать устье у самых первых камер не представлялось возможным из-за очень малой величины их. Возможно, мы сталкиваемся здесь с явлением сокращенного онтогенеза и выпадением начальных стадий развития, указывающих на строение устья у предковых форм. В противном случае на ранних этапах онтогенеза у этих видов должно было бы встретиться щелевидное устье, поскольку виды *Nonion* с подобным устьем появились в геологической летописи несравненно раньше (юра? — мел) видов *Nonion* со сложным устьем (олигоцен Германии, майкоп Кавказа) и последние являются, скорее всего, потомками первых. Постоянство признака строения устья позволяет, как и в случае рода *Canalifera,* выделить в пределах рода *Nonion* два подрода: *Nonion* с типичным видом *Nautilus incrassatus* Fichtel et Moll со щелевидным устьем и *Porosononion* Putrja с типичным видом *Nonionina subgranosa* Egger, устье которого представляет ряд круглых отверстий в основании устьевой поверхности.

На необходимость выделения в пределах рода *Nonion* двух групп видов с простым щелевидным и сложным дырчатым устьем указывали А. К. Богданович (1947) и Н. А. Волошинова (Волошинова и Даин, 1952). Однако вряд ли правильно придавать этим двум группам значение самостоятельных родов. Нам кажется, что даже такой важный морфологический признак, как тип устья, не может иметь абсолютного значения, не может быть положен в основу выделения систематических единиц без учета прочих признаков строения раковины. В рассматриваемом случае прочие крупные признаки, важные для систематики (форма раковины, степень инволютности, симметрия, характер септальных швов), остаются практически неизменными. Поэтому представляется более правильным оставить виды *Nonion* со щелевидным и дырчатым устьем в пределах одного рода, считая их самостоятельными подродами. Правда, нет полной уверенности, что все виды с дырчатым устьем (подрод *Porosononion)* генетически связаны между собой. Вполне вероятно, что европейские виды *Porosononion* из олигоценовых отложений Кавказа и Германии, нижнего миоцена Франции имеют общую предковую форму *Nonion* со щелевидным устьем. Но виды *Porosononion* из олигоценовых отложений Кубы *(Nonion marielense* Palmer), из неогеновых отложений Австралии (*Nonion vistoriense Cushm.)* и с о-ва Кар-Никобар (*N. schwageri* Cushm.) могли возникнуть в силу географической разобщенности и от иных видов *Nonion* со щелевидным устьем. Следовательно, эти внеевропейские виды могут не относиться к этому подроду.

Своеобразную разновидность дырчатого устья представляет устье у *Nonion biporus* sp. nov. из верхнетортонских отложений Подолии. Устье состоит всего лишь из двух округлых отверстий в основании септальных перегородок, но размеры их значительно большие, чем размеры отверстий у перечисленных выше видов *Porosononion.* Отверстия расположены симметрично относительно плоскости симметрии раковины (табл. I, фиг. 2*б*), редко одно из них бывает смещено в сторону этой плоскости. По-видимому, *Nonion biporus* sp. nov. также должен быть отнесен к подроду *Porosononion.*

Дырчатое устье у некоторых экземпляров видов *Nonion,* например *Nonion subgranosus* (Egger), может становиться ситовидным, т. е. с мелкими округлыми отверстиями, пронизывающими всю устьевую поверхность (фиг. 4*б*, *в*). Иногда наряду с мелкими отверстиями появляется одно крупное отверстие, расположенное ближе к центру устьевой поверхности (фиг. 4*б*). Число экземпляров с ситовидным устьем значительно меньшее, чем число экземпляров с обычным для этих видов типом устья,

но, тем не менее, первые из них не представляют редкости, и встретить их можно довольно часто (миоцен Кавказа, Крыма, Молдавии, Подолии). Если последовательно взламывать камеры микро- и макросферических особей *Nonion subgranosus* (Egger) с ситовидным устьем, то через несколько камер можно наблюдать обычное устье этого вида, т. е. один ряд отверстий. С явлением подобного порядка — возникновением ситовидного устья на поздних стадиях развития — мы уже встречались у некоторых экземпляров видов *Elphidium* из миоцена Подолии. В рассмотренном



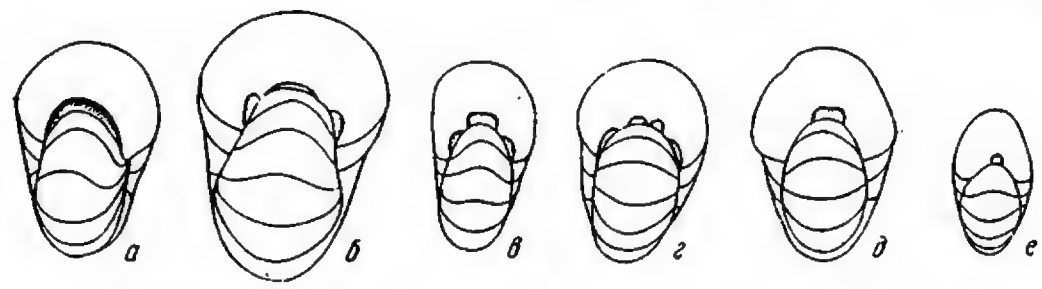
Фиг. 4. Дырчатое (*а*) и ситовидные (*б*, *в*) устья у *Nonion subgranosus* (Egger); × 50.

случае совершенно очевидно, что было бы ошибкой отделять особи рода *Nonion* с ситовидным устьем от особей этого же рода с дырчатым медианным устьем в особый род или подрод. Конечно, было бы аналогичной ошибкой разделение, например, особей вида *Nonion subgranosus* (Egger) на два отдельных вида, один из которых характеризовался бы дырчатым устьем, а другой — ситовидным.

В отношении ситовидного устья наблюдается еще следующий интересный факт. В тарханском горизонте Восточного Предкавказья был встречен *Nonion subbotinae* Chutz. (Волошинова и Даин, 1952), обладающий ситовидным устьем (3 ряда отверстий на устьевой поверхности). Вид этот довольно редкий, в нашем распоряжении имелось всего лишь 5 экз. (из буровых скважин в районе Курджипс). У трех из них устье неразличимо из-за плохой сохранности, у двух — устье действительно ситовидное. Если дальнейшими исследованиями будет установлено, что этот признак у *Nonion subbotinae* Chutz. обладает постоянством и четко выдерживается у всех особей (микро- и макросферических) данного вида, то он, естественно, будет иметь значение для систематики рода *Nonion*. Но на современном этапе изученности еще нельзя утверждать, что имеются виды *Nonion* с ситовидным устьем, у которых этот признак постоянный, и отдельные экземпляры с ситовидным устьем в пределах нескольких видов *Nonion*, у которых этот признак непостоянный и имеет лишь значение для выделения биологических форм.

Щелевидное устье, наиболее обычное для видов рода *Nonion*, также испытывает изменения. По сообщению А. К. Богдановича, щелевидное устье у отдельных экземпляров *Nonion soldanii* (Orb.) может быть подразделено перемычками на несколько отверстий. Просмотрев обширный материал из верхнетортонских отложений Подолии, мы также обнаружили, что иногда очень крупное щелевидное устье *Nonion soldanii* (Orb.) подразделяется двумя, реже тремя перемычками на 3—4 больших отверстия (фиг. 5 *а—г*). Число экземпляров с подобным устьем незначительно, но не представляет исключительной редкости. По-видимому, здесь имеет место процесс, обратный процессу перехода дырчатого устья *Nonion subgranosus* (Egger) в ситовидное. Если в последнем случае

устанавливалась более тесная связь микроорганизма со средой обитания, то подразделение очень широкого и высокого устья *Nonion soldanii* (Orb.) на ряд отверстий могло служить микроорганизму защитой против каких-то вредных влияний окружающей среды. Аналогичной изменчивости щелевидного устья у *Nonion boueanus* (Orb.), *N. punctatus* (Orb.), N. *granosus* (Orb.), *N. bogdanowiczi* Volosh., *N. praevius* Subb. мы не обнаружили. Очень интересно отметить, что, по данным Дж. Кешмэна (Cushman, 1939) устье у *Nonion orbiculare* (Brady) имеет вид узкой длинной щели в основании перегородок, иногда подразделяющейся на несколько отверстий. Эта изменчивость, очевидно, и вызвала у Брэди неправильное представление об устье *Nonion orbiculare* (Brady) как о ряде



Фиг. 5. Изменчивость щелевидного устья (*а — е*) *Nonion soldanii* (Orb); × 40.

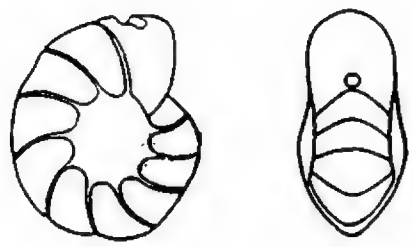
отверстий в основании перегородок. Действительно, подразделенное перемычками щелевидное устье может отдаленно напоминать настоящее дырчатое устье. Это необходимо учитывать во избежание ошибок при отнесении видов *Nonion* к подроду *Nonion* или *Porosononion*. Вместе с тем разделение щелевидного устья перемычками на ряд отверстий, возможно, указывает примерный путь возникновения видов *Nonion* с дырчатым устьев от видов *Nonion* со щелевидным устьем.

Устье у *Nonion limbosus* sp. nov. (верхний тортон Подолии) представляет собой низкую щель, расположенную в основании средней части септальных перегородок и обычно не распространяющуюся вдоль всего основания септ (табл. I, фиг. 3*б*). У отдельных экземпляров низкая щель заменяется довольно крупным округлым отверстием в основании септальных перегородок (фиг. 6). Подобная изменчивость, по-видимому, не представляет редкости. Например, Д. Кешмэн указывает, что щелевидное устье *Nonion scapha* (Ficht. et Moll) может превращаться в небольшое отверстие в основании септ. У экземпляров *Nonion soldanii* (Orb.) мы обнаружили, что вместо щелевидного устья в основании всей устьевой поверхности присутствует короткое медианное устье (фиг. 5*д*), а иногда крупное круглое отверстие в основании перегородок (фиг. 5*е*).

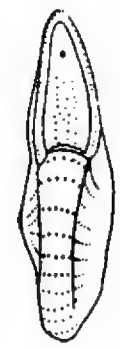
В 1943 г. Л. Лог и М. Хаас (Logue a. Haas) выделили новый род *Paranonion* (генотип *P. venezuelanum* L. et H.), который по морфологии очень близок к роду *Nonion,* но резко отличается от него строением устья [1]. Последнее имеет вид крупного круглого отверстия и расположено не в основании, а в средней части устьевой поверхности. В неогеновых отложениях СССР виды *Paranonion* пока что были неизвестны. В верхнем тортоне Подолии мы встретили вид, обладающий признаками рода *Nonion,* но характеризующийся устьем в виде единственного круглого отверстия в середине септальных перегородок (табл. I, фиг. 1*б*). Взломав иглой последнюю камеру, мы обнаружили, что устье предыдущей каме-

[1] Единственный вид *Paranonion* характеризуется полуинволютной раковиной на последних стадиях развития. Но этот признак нельзя считать существенным отличием от рода *Nonion*, так как среди последнего также имеются виды с полуинволютной раковиной (например, в нашем материале *N. semiinvolutus* sp. nov.).

ры имеет то же самое строение. К сожалению, встречено небольшое число экземпляров данного вида. Поэтому к роду *Paranonion* они отнесены нами условно. Возможно, что *Paranonion russiensis* sp. nov. мог возникнуть от видов *Nonion* со щелевидным устьем, которое в процессе изменчивости приобретало форму округлого отверстия в основании септальных перегородок (по типу изменчивости устья у *Nonion limbosus* sp. nov.). Слабая изученность *Paranonion* не позволяет точно установить его таксономический ранг (род, подрод). Учитывая форму и своеобразное положение устья, можно считать что *Paranonion* представляет самостоятельную



Фиг. 6. Округлое устье *Nonion limbosus* sp. nov.; × 50.



Фиг. 7. Ситовидное устье *Elphidiella arctica* (P. et Jon); ×12.

родовую единицу в сем. *Nonionidae*. Однако не исключено, что виды *Paranonion* из миоценовых отложений Венесуелы и верхнего тортона Подолии не связаны генетическими отношениями, являются гомеоморфными и возникли от различных видов подрода *Nonion* под влиянием одинаковых условий среды обитания.

Строение устья у родов *Astrononion* и *Elphidiella* не могло быть исследовано с необходимой полнотой, так как в нашем распоряжении имелось всего два современных вида этих родов, а литературные данные немногочисленны. Все же рассмотрим вкратце строение устья у *Astrononion* и *Elphidiella*.

У всех экземпляров *Astrononion stellatum* Cushm. et Edw. из южной части Охотского моря устье имеет вид щели в основании септальных перегородок. Аналогичным устьем обладают *Astr. sidebottom* Cushm. et Edw., *Astr. stelligerum* (Orb.), но устье у *Astr. viragoense* Cushm. et Edw. дырчатое, т. е. в виде ряда отверстий в основании септальных перегородок (Cushman, 1939).

У *Elphidiella arctica* (P et Jon.) с кольского побережья Баренцова моря устье всегда ситовидное (фиг. 7). Отверстия на устьевой поверхности расположены беспорядочно или же образуют 3—4 вертикальных ряда. Очень часто в основании септальных перегородок находится щель. Крупные размеры раковины позволяют проследить изменение устья до начальной камеры (путем последовательного взламывания камер). Во всех случаях устье оставалось ситовидным, уменьшалось лишь число отверстий или число рядов отверстий (до двух). Если имеется добавочное щелевидное устье, то оно тоже обычно сохраняется на начальных стадиях развития. Необходимо отметить, что исследованные раковины относятся к макросферическому поколению. Судя по литературным данным, большинство современных видов *Elphidiella* обладает как ситовидным устьем, так и дырчатым — *Elph. oregonense* (Cushm. et Gr.), *Elph. gorbunovi* Stsch., *Elph. sibirica* (Goés.). Из миоценовых отложений Сахалина Н. А. Волошинова (Волошинова и Даин, 1952) описала *Elphidiella orien-*

tale (Volosh.), имеющую дырчатое устье. Таким же устьем обладает и *Elphidiella katangliense* (Volosh. et Bor.), но у некоторых экземпляров оно превращается в ситовидное. Этот скудный материал позволяет все же предполагать, что в пределах рода *Elphidiella* существуют виды с постоянным дырчатым устьем (*Elph. orientale*) и с постоянным ситовидным устьем (*Elph. arctica*), что, по-видимому, будет иметь значение для систематики рода. Но существуют также виды (*Elph. katangliense* и др.), у которых превращение дырчатого устья в ситовидное есть результат индивидуальной изменчивости.

У видов рода *Nonionella*, встреченных в верхнетортонских отложениях Подолии (табл. II, фиг. 5 *в*), устье всегда щелевидное. Судя по литературным данным, аналогичным типом устья обладают и все остальные виды этого рода. Таким образом, в пределах рода *Nonionella* признак строения устья выдерживается очень четко [1].

Приведенные выше данные о строении устья у родов *Elphidium, Canalifera, Nonion, Astrononion* и *Elphidiella* позволяют сделать некоторые выводы.

Прежде всего нужно отметить, что устье как важнейший морфологический признак раковины требует самого внимательного и тщательного изучения, оно является очень сложным объектом для наблюдения. Необходимо исследовать устье во всей его изменчивости, на большом количестве экземпляров, включающем особей половых и бесполых поколений. Только таким путем можно установить значение устья для систематики фораминифер, неодинаковое в различных группах. У изученных родов фораминифер обращает на себя внимание большая внутривидовая изменчивость щелевидного и дырчатого устьев. Первое подразделяется перемычками на ряд отверстий или заменяется одним крупным отверстием в основании септальных перегородок, второе — переходит в ситовидное устье. Следовательно, щелевидное, дырчатое и ситовидное устья в морфологическом отношении довольно близкие образования. Изменение строения устья в данном случае имеет лишь значение для выделения биологических форм или экологических морф.

Широкая изменчивость устья способствовала тому, что в процессе эволюционного развития рода от видов с одним типом устья возникали виды с другим устьем, тогда как остальные родовые признаки оставались неизменными. Подобный процесс протекал у разных родов фораминифер (параллелизм). Поэтому щелевидное и дырчатое, а иногда ситовидное устья встречаются в пределах рода у многих родов: *Nonion, Elphidium, Canalifera, Astrononion,* которые в генетическом отношении удалены друг от друга. Если щелевидное, дырчатое и ситовидное устья четко выдерживаются в пределах вида, то они, естественно, приобретают таксономическое значение. Но представляется более правильным оставлять группы видов со щелевидным, дырчатым и ситовидным устьями в пределах одного рода (при неизменности прочих родовых признаков), выделяя самостоятельные подроды фораминифер. Введение новых родовых единиц усложнит классификацию без всякой на то необходимости. С этой точки зрения, нам кажется, должны быть изучены и некоторые другие роды фораминифер, различающиеся только устьем (например, *Pullenia* со щелевидным устьем и *Cribropullenia* с дырчатым устьем).

Конкретный ход изменения устья в процессе эволюции ясен только для рода *Nonion:* от видов со щелевидным устьем произошли виды с

---

[1] В последнее время целый ряд видов Nonionella с дырчатым устьем встречен Д. Халиловым в палеогеновых отложениях Азербайджана.

дырчатым устьем, представляющим ряд отверстий в основании перегородок. От последних могли возникнуть виды с ситовидным устьем (*Nonion subbotinae* Chutz.). Эволюция устья рода *Elphidium* пока остается неясной, так как данные слишком неполные. Виды *Elphidium* со щелевидным устьем наиболее известны из миоценовых и плиоценовых отложений, тогда как подавляющее большинство видов *Elphidium* из нижнего миоцена, олигоцена и эоцена имеет устье в виде ряда мелких отверстий. Поэтому имеются некоторые основания предполагать ход процесса, обратный эволюции устья у рода *Nonion*. Но нахождение видов *Elphidium* со щелевидным устьем в олигоценовых отложениях Германии и верхнем эоцене Северной Америки не исключает возможности того, что наиболее примитивные еще не найденные виды *Elphidium* имели щелевидное устье. От них произошла основная масса видов *Elphidium* с дырчатым устьем. В пользу этого, возможно, говорят данные Н. А. Волошиновой (Волошинова и Даин, 1952) о том, что у миоценового *Elphidium vulgare* Volosh. устье на ранних стадиях щелевидное и лишь в дальнейшем разбивается на ряд отверстий.

Параллелизм в развитии устья у генетически отдаленных родов приводит к тому, что при выяснении отношений между родами и выделении крупных таксономических единиц (семейств) к признаку строения устья (щелевидное, дырчатое, ситовидное) нужно относиться очень осторожно и стремиться использовать весь комплекс морфологических признаков раковины. Например, в семействе *Nonionidae* в понимании Кешмэна у большинства родов (или у некоторой части видов этих родов) устье дырчатое: *Elphidium, Canalifera, Nonion, Elphidiella, Notorotalia.* Но признака строения устья оказывается недостаточным, чтобы объединить их в одном семействе — *Nonion* и *Elphidium* резко отличаются микроструктурой стенки и характером септальных швов; *Canalifera* и *Elphidiella* имеют систему каналов, а между собой различаются деталями ее строения и микроструктурой стенки; род *Notorotalia* характеризуется трохоидной роталиевидной раковиной. В настоящее время эти рода относят к разным семействам.

Следствием большой внутривидовой изменчивости щелевидного и дырчатого устья является также предполагаемая возможность возникновения гомеоморфных форм в географически удаленных и иногда изолированных районах земного шара (например, виды рода *Paranonion* и подрода *Porosononion*).

В заключение приведем краткое описание нескольких видов нонионид из верхнетортонских отложений Подолии.

Род *Paranonion* Logue et Haas, 1943

Paranonion russiensis sp. nov.

Табл. I, фиг. 1*а*, *б* [1]

Описание. Раковина небольшая по размеру, сжато-овальная, с округлым без всяких признаков киля периферическим краем. С боковой стороны форма раковины овальная вследствие небольшой вытянутости в направлении ее роста, край ровный. Боковые стенки слегка выпуклые, пупочная область плоско-углубленная. В наружном обороте 8—9 камер, за-

[1] Приложенные к работе рисунки выполнены художником А. Н. Макаревич Голотипы и оригиналы видов хранятся в ГИН АН СССР, колл. № 3437.

метно увеличивающихся по мере роста. Последние 2—3 камеры слабо изогнутые и едва выпуклые, остальные камеры плоские и радиальные. Септальные швы широкие, двуконтурные, плоские, слегка углубленные между последними камерами. Устье в виде крупного отверстия в средней части довольно высокой, вверху закругленной устьевой поверхности. Стенка гладкая, тонкопористая.

Размеры. Диаметр — 0,44—0,40 мм, толщина — 0,14—0,10 мм; $Д : Т = 3{,}5—2{,}5$.

Сравнение. Описываемый вид резко отличается от всех известных видов рода *Nonion* (помимо строения устья) плоскими, широкими двуконтурными швами в сочетании со сжатой формой раковины и заметным возрастанием высоты оборотов.

Возраст и местонахождение. Очень редкий вид в верхнетортонских отложениях Подолии (Новая Гута).

Род *Nonion* Montfort, 1808

Nonion biporus sp. nov.

Табл. I, фиг. 2*а*, *б*

Описание. Раковина небольших размеров для рода, сжатая с боков, овальная с округлым периферическим краем. С боковой стороны раковина округлая с волнистым периферическим краем. Стороны раковины слегка выпуклые, в пупочной области расположены четкие, округлые шишки (колпачки) из полупрозрачного стекловидного материала. В наружном обороте 8—10 выпуклых, изогнутых камер, постепенно увеличивающихся в размерах по мере нарастания. Септальные швы очень глубокие, изогнутые, двуконтурные, расширенные в центре раковины и суживающиеся к ее периферии. Вдоль швов распространяются мельчайшие гранулы дополнительных отложений в виде мучнистого налета; этот налет иногда обрамляет стекловидную шишку. Устье в виде двух довольно крупных отверстий в основании овальной, вверху закругленной устьевой поверхности. Стенка тонкопористая, слегка шороховатая.

Размеры. Диаметр — 0,36—0,29 мм, толщина — 0,14—0,12 мм; $Д : Т = 3—2{,}5$.

Изменчивость. Признаки вида весьма постоянны. В небольших пределах меняется размер стекловидного колпачка, глубина септальных швов и количество мучнистого налета. Одно из устьевых отверстий бывает смещено к плоскости симметрии раковины.

Сравнение. Сильно отличается от прочих миоценовых видов *Nonion*. Отдаленное внешнее сходство имеется с эоценовым *N. laevis* (Orb.), но последний характеризуется щелевидным устьем, узко закругленным периферическим краем, слабо изогнутыми камерами и слабо углубленными септальными швами.

Возраст и местонахождение. Относительно редко в верхнетортонских отложениях Подолии (Врублевцы, Цыковка, Смотрич).

Nonion limbosus sp. nov.

Табл. I, фиг. 3*а*,*б*

Описание. Раковина средних размеров для рода, широко овальная, иногда слегка сжатая с боков. Периферический край широко округлый, на начальных стадиях развития и у молодых особей может быть

слегка сжат. С боковой стороны раковина округлая с ровным периферическим краем. Стороны раковины выпуклые, в пупочной области расположены крупные округлые шишки из полупрозрачного стекловидного вещества. Поверхность шишек иногда неровная. В наружном обороте — 10—11 слабо выпуклых, почти плоских камер, размеры которых в пределах последнего оборота увеличиваются незначительно. Изогнутость камер небольшая. Септальные швы едва углубленные, часто плоские, двуконтурные, расширенные в центре раковины и суживающиеся к ее периферии, выполнены стекловидным материалом. Устье в виде небольшой короткой щели в основании широкой, вверху округленной устьевой поверхности. Стенка гладкая, тонкопористая.

Размеры. Диаметр — 0,35—0,26 мм, толщина — 0,17—0,14 мм; $Д : T = 2—1{,}5$.

Изменчивость. Очень характерный вид, но признаки его подвержены изменчивости. Сильно меняется размер стекловидного колпачка — от $^1/_4$ до почти $^1/_2$ диаметра раковины; поверхность его гладкая и ровная или усеянная крупными гранулами, неровная. При наличии крупного колпачка камеры короткие и слабо изогнутые, у экземпляров с небольшим колпачком камеры более удлиненные и изогнутые. Изменяется также ширина двуконтурных швов и длина устьевой щели. В редких случаях щелевидное устье превращается в крупное круглое отверстие в основании устьевой поверхности.

Сравнение. Благодаря широко овальной форме раковины, крупным стекловидным колпачкам и двуконтурным швам легко отличим от большинства миоценовых видов *Nonion*. Отдаленное внешнее сходство имеется с некоторыми видами *Nonion* из майкопских отложений Кавказа. От *N. stavropolicus* Bogd. nom msc. отличается главным образом широко овальной раковиной, широко округлым периферическим краем, очень тонкой пористостью стенки. От *Nonion ipatovzevi* Bogd. nom. msc. отличается широко овальной раковиной, плоскими камерами, плоскими двуконтурными септальными швами, выполненными стекловидным веществом.

Возраст и местонахождение. Относительно редко в верхнетортонских отложениях Подолии, по 2—3 экз. в образце (Цыковка, Новая Гута, Маково, Врублевцы).

Nonion aff. *dollfusi* Cushman

Табл. I, фиг. 6*а,б*

Описание. Раковина средних размеров для рода, отчетливо сжатая с боков, овальная, со сжато-округлым периферическим краем. С боковой стороны раковина округлая с волнистым краем. Боковые стенки плоско-выпуклые, пупочная область слегка углублена. В наружном обороте 12—14 камер, слабо увеличивающихся по мере роста. Камеры характерной лепестковидной формы, округленные в периферических частях, слабо выпуклые, слегка изогнутые. Септальные швы тонкие, слегка углубленные. Дополнительный скелет — в виде нескольких крупных гранул стекловидного материала в пупочной области, а также в виде грубой, толстой и неровной каймы по периферическому краю. От каймы в углубленные септальные швы отходят язычки стекловидного вещества. Стенка толстая, стекловидная, матовая. Устье наблюдается плохо, возможно дырчатое.

Размеры: диаметр — 0,58—0,52 мм, толщина — 0,14—0,12 мм; $Д : T = 4—3{,}5$.

Сравнение. Описываемый вид очень близок к *N. dollfusi* Gushman из миоценовых отложений Франции (табл. I, фиг. 4*а*, *б*). Последний отличается несколько большим числом камер (до 17), стекловидным колпачком в пупочной области (вместо ряда крупных гранул) и несколько более выпуклыми стенками раковины. Устье у *N. dollfusi* дырчатое. Эти обстоятельства заставляют воздержаться от полного отождествления сравниваемых видов.

Возраст и местонахождение. Редкий вид верхнетортонских отложений Подолии (Цыковка, Китай-город).

***Nonion semiinvolutus* sp. nov.**

Табл. I, фиг. 5*а,б*

Описание. Раковина небольших размеров, сжатая с боков, овальная, симметричная, в последнем обороте полуинволютная с округлым периферическим краем. С боковой стороны раковина округлая со слабо волнистым краем. Боковые стенки плоско-выпуклые, пупочная область отчетливо углубленная с маленьким пупком. В наружном обороте 9—11 камер, медленно увеличивающихся по мере роста. Камеры короткие, сравнительно широкие, слабо изогнутые, выпуклые. Септальные швы изогнутые, углубленные, расширенные в пупочной области. Дополнительный скелет в виде мучнистого налета по внутреннему краю последнего оборота заходит в расширенные части швов. Стенка толстая, стекловидная, пористость почти не видна. Устье не наблюдалось из-за грануляции в основании округлой устьевой поверхности.

Размеры. Диаметр — 0,30—0,28 мм, толщина — 0,13—0,11 мм; $Д : Т = 2{,}5$.

Изменчивость. Ограниченное количество экземпляров не позволило детально изучить изменчивость вида. В небольших пределах колеблется степень эволютности. Кроме того, могут быть сильно развиты дополнительные отложения, которые покрывают пупочную область и предыдущий оборот. Благодаря этому раковина на вид становится почти инволютной.

Сравнение. Крайне своеобразный вид, характеризующийся симметричной полуинволютной раковиной. По внешнему виду раковины легко отличается от прочих немногочисленных видов *Nonion* с не совсем инволютной раковиной: *N. anomalinoides* Gerke, *N. grateloupi* (Orb), *N. pizarrense* Berry.

Возраст и местонахождение. Очень редкий вид верхнетортонских отложений Подолии (Маково, Миньковцы).

***Nonion praevius* Subbotina nom. msc.**

Табл. II, фиг. 1*а, б*. 2 *а, б*, 3; 4*а, б*

Описание. Раковина средних размеров, выпукло-овальная или сжатая с боков, периферический край округлый, слегка сжатый. С боковой стороны раковина округлая со слабо волнистым, почти ровным краем. Стороны раковины выпуклые или плоско-выпуклые, в слегка углубленной пупочной области расположены небольшие, но очень четкие, глубокие и узкие пупочные впадины. В наружном обороте 9—12 слабо выпуклых, почти плоских камер, слегка изогнутых, незначительно увеличивающихся в размерах в пределах последнего оборота. Септальные швы плоские, между последними камерами несколько углубленные, слабо изогнутые, двуконтурные, расширенные в пупочной области и быстро суживающиеся к периферии. Дополнительный скелет представлен стекловидным ве-

ществом вокруг пупка и распространяется вдоль септальных швов. Устье щелевидное в основании овальной устьевой поверхности. Стенка гладкая, блестящая, крупнопористая.

Размеры: диаметр — 0,48—0,25 мм, обычно 0,35—0,30 мм; толщина — 0,17—0,10 мм; $Д : Т = 3,5—2,3$.

Изменчивость. К наиболее изменчивым признакам раковины относится степень ее уплощенности и количество стекловидного вещества в пупочной области. У наиболее сжатых форм диаметр превышает толщину в 3,5 раза (табл. II, фиг. 1*а, б*), у выпукло-овальных — в 2,3 раза (табл. II, фиг. 2*а, б*). У некоторых экземпляров стекловидной каймы вокруг пупка почти нет (табл. II, фиг. 4*а, б*), в других случаях она развита очень сильно (табл. II, фиг 1*а, б;* 2*а, б*), вплоть до того, что стекловидное вещество заполняет всю пупочную впадину и образуется плоская полупрозрачная шишка — колпачок (табл. II, фиг. 3). В небольших пределах меняется выпуклость камер от слабо выпуклых до почти плоских, а также углубленность септальных швов (от слабо углубленных до плоских). Выпуклость камер и углубленность швов обычно наиболее заметны на поздней части наружного оборота. Иногда неотчетливо наблюдается пористость, но это, по-видимому, следствие плохой сохранности раковины. Весьма значительно колеблются размеры раковины: от 0,25 до 0,50 мм.

Сравнение. Узкий глубокий пупок, грубая пористость стенки, почти плоские двуконтурные септальные швы сближают описываемый вид с *Nonion soldanii* (Orb.). Но последний резко отличается крупной вздутой раковиной с низкими оборотами и широко округленным периферическим краем. Те же самые признаки сближают рассматриваемый вид с *N. praevius* Subb., распространенным в майкопских отложениях Северного Кавказа. Сходство признаков столь значительное, что мы считаем возможным отождествить наш вид с *N. praevius* Subb.

Возраст и распространение. Весьма широко распространен в верхнетортонских отложениях Подолии (Баговица, Новая Гута, Цыковка, Карачковцы, Китай-город и др.).

***Nonion* aff. *elongatum* (Orb.)**

Табл. I, фиг. 7*а,б*

Описание. Раковина средних размеров, значительно сжатая с боковых сторон с приостренным периферическим краем, килевидным в ранней части раковины. С боковой стороны очертания вытянуто-овальные вследствие быстрого возрастания оборотов в высоту, край ровный. Стороны раковины выпуклые с едва заметным углублением в пупочной области. В наружном обороте 12—13 узких, длинных, слабо изогнутых камер, быстро увеличивающихся в размерах по мере нарастания. Поверхность камер почти плоская. Септальные швы слегка углубленные, почти плоские, в пупочной области неясно-двуконтурные. Дополнительный скелет развит слабо в виде стекловидных гранул в пупочной области, не распространяющихся вдоль септальных швов. Устье щелевидное в основании высокой, узкой, выпуклой устьевой поверхности, имеющей округленно-треугольные очертания. Стенка стекловидная, гладкая, с очень тонкой пористостью.

Размеры. Диаметр — 0,57—0,62 мм, толщина — 0,19—0,20 мм; $Д : Т = 3$.

Сравнение. Описываемый вид имеет сходство с некоторыми видами *Nonion* из миоценовых отложений Франции и Австрии, характеризующихся сжатой раковиной с большим количеством узких, быстро возрастающих в высоту камер. Наибольшее сходство имеется с *N. elongatum* (Orb.) — табл. I, фиг. 8*а, б*. Единственным отличием последнего является

сжато-округлый периферический край; хотя Кешмэн описал топотипические экземпляры с приостренным краем, все остальные признаки идентичны. Так как в нашем распоряжении находилось небольшое число экземпляров описываемого вида, то изменчивость периферического края изучить не удалось. Поэтому рассматриваемый вид отнесен к *N. elongatum* (Orb.) с некоторой долей условности. *Nonion lamarcki* (Orb.) отличается острым периферическим краем, относительно постепенным возрастанием высоты камер, углубленными септальными швами, широкой устьевой поверхностью. *Nonion boueanus* (Orb.), широко распространенный также в миоцене Украины и Кавказа, отличается расширенной, нередко вздутой на поздних стадиях раковиной, изогнутыми камерами, менее резко увеличивающимися по мере роста, изогнутыми и расширяющимися к пупочной области септальными швами, овальной или широко овальной устьевой поверхностью.

Возраст и распространение. Очень редкий вид в верхнетортонских отложениях Подолии (Карачковцы, Цыковка).

Род *Nonionella* Cushman, 1926

Nonionella ventragranosa sp. nov.

Табл. II, фиг. 5*а, б, в*,

Описание. Раковина крупная с овальными очертаниями, в начальной части сильно сжатая с боковых сторон с приостренным периферическим краем, в более поздней — вздутая со сжатым краем. Асимметрия раковины наблюдается отчетливо — на спинной стороне видны камеры предыдущего оборота, брюшная сторона полностью инволютная. В последнем обороте 9—11 (редко до 13) камер, быстро увеличивающихся в размерах в процессе нарастания. Последние 1—2 камеры, наиболее крупные, образуют очень короткую, неотчетливую брюшную лопасть. Камеры слабо выпуклые, почти плоские, отделены изогнутыми и углубленными септальными швами, двуконтурными в пупочной области. Дополнительный скелет выражен довольно мощными отложениями стекловидного вещества в пупочной области брюшной стороны, которое распространяется в расширенные части септальных швов и вдоль основания устьевой поверхности. В редких случаях дополнительный скелет присутствует на спинной стороне в виде тонкого мучнистого налета. Устье щелевидное медианное или протягивается от периферического края на брюшную сторону, расположено в основании широко овальной устьевой поверхности. Стенка толстая, стекловидная, с очень тонкой пористостью.

Размеры. Диаметр — 0,73—0,36 мм, толщина — 0,44 — 0,18 мм.

Изменчивость. Наиболее изменчивыми признаками являются степень сжатия начальной части раковины и формы периферического края. В случае сильного сжатия заостренный край чувствуется на всем протяжении последнего оборота (в менее резкой форме). При слабом сжатии край — тупо-приостренный, а в последних камерах может стать совсем округлым. В небольших пределах меняются величина брюшной лопасти и количество дополнительных отложений на брюшной стороне, что влияет на степень асимметрии раковины.

Сравнение. Отличительные признаки вида — асимметричность, слабое развитие брюшной лопасти, стекловидные дополнительные отложения на брюшной стороне, быстрое возрастание высоты оборотов, приостренный киль у большинства экземпляров — не позволяют сближать рассматриваемый вид с каким-либо известным в литературе видом *Nonionella*.

Возраст и распространение. Обычный вид в отложениях верхнего тортона Подолии (Цыковка, Новая Гута, Смотрич, Китай-город и др.).

ЛИТЕРАТУРА

Богданович А. К. О результатах изучения фораминифер миоцена Крымско-Кавказской области. В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии. Л.— М., Гостоптехиздат, 1947.

Волошинова Н. А. и Даин Л. Г. Ископаемые фораминиферы СССР. Нониониды, кассидулиниды, хилостомеллиды. Тр. Всес. научно-иссл. геологоразвед. инст., 1952, вып. 63.

Крашенинников В. А. К морфологии и систематике фораминифер сем. Nonionidae (автореферат). Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., 1953, отд. геол., т. 28, вып. 3.

Brady H. B. Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Rep. voy. Challenger, Zool., 1884, **9**.

Cushman J. A. A Monograph of the foraminiferal family Nonionidae. U. S. Geol. Surv., Prof. Pap., 1939, N 191.

Cushman J. A. Foraminifera, their classification and economic use. 4 ed. Cambridge, Mass., 1950.

Cushman J. a. Bronniman P. Some new genera and species of Foraminifera from brackish water of Trinidad. Contrib. Cushm. Foraminif. Res., 1948, **24**.

Galloway J. A manual of Foraminifera. Bloomington, Indiana, 1933. (James Furman Kemp memorial, ser. publ., N 1).

Glaessner M. Principles of micropalaeontology. N. Y., 1948.

Logue L. a. Haas M. *Paranonion,* a new genus of Foraminifera from the Miocene of Venezuela. Journ. Palaeontol., 1943, **17**, N 2.

Myers E. H. Life activities of Foraminifera in relation to marine ecology. Proc. Amer. Philos. Soc., **86**, N 3, 1943.

Tai Y. Micropaleontological study of the Furue Formation. J. Geol. Soc. Japan, 1955, **61**, N 720.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I

Фиг. 1 *а, б. Paranonion russiensis* sp. nov. Подолия, верхний тортон.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны; ×75.

Фиг. 2 *а, б. Nonion biporus* sp. nov. Голотип, Подолия, верхний тортон.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны; ×100.

Фиг. 3 *а, б. Nonion limbosus* sp. nov. Голотип, Подолия, верхний тортон.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны; ×100.

Фиг. 4*а, б. Nonion dollfusi* Cushman. Оригинал (по Кешмэну), Франция, миоцен.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны; ×45.

Фиг. 5 *а, б. Nonion semiinvolutus* sp. nov. Голотип, Подолия, верхний тортон.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны; ×100.

Фиг. 6 *а, б. Nonion* aff. *dollfusi* Cushman. Оригинал, Подолия, верхний тортон.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны; ×80.

Фиг. 7 *а, б. Nonion* aff. *elongatum* (Orb.). Оригинал, Подолия, верхний тортон.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны; ×70.

Фиг. 8 *а, б. Nonion elongatum* (Orb.). Оригинал (по Кешмэну), Франция, миоцен.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны; ×45.

Таблица II

Все фигуры, кроме фиг. 5, даны с увелич. 100

Фиг. 1—4. *Nonion praevius* Subb.

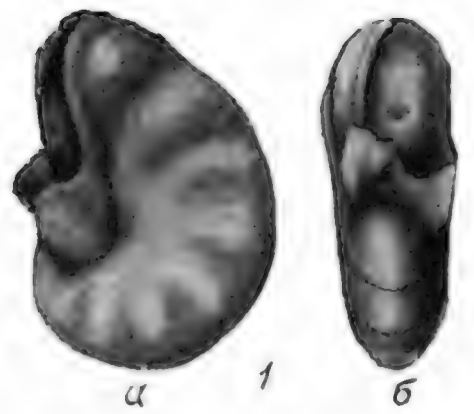
1 *а, б*. Оригинал, Подолия, верхний тортон.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны.

2 *а, б* — оригинал, Подолия, верхний тортон.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны.

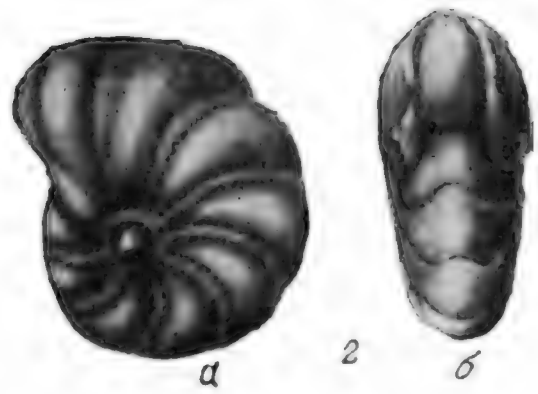
3. Оригинал, Подолия, верхний тортон (вид сбоку).

4 *а, б*. Оригинал, Подолия, верхний тортон.
а — вид сбоку; *б* — вид с устьевой стороны; ×100.

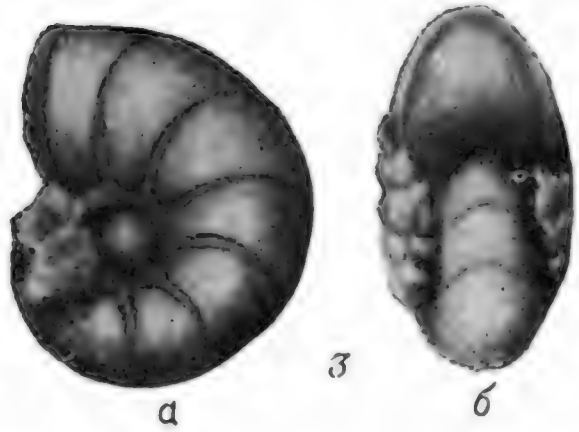
Фиг. 5*а, б, в. Nonionella ventragranosa* sp. nov. Голотип, Подолия, верхний тортон.
а — вид с брюшной стороны; *б* — вид со спинной стороны; В — вид с периферического края; ×80.



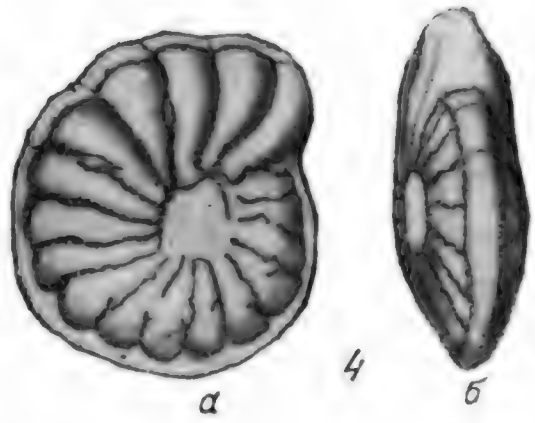
а 1 б



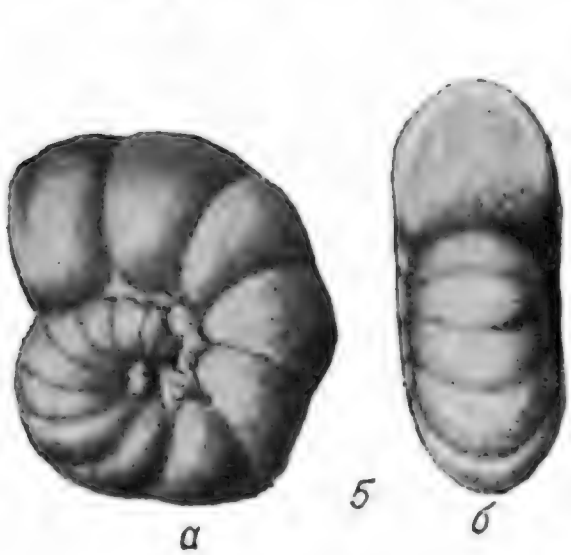
а 2 б



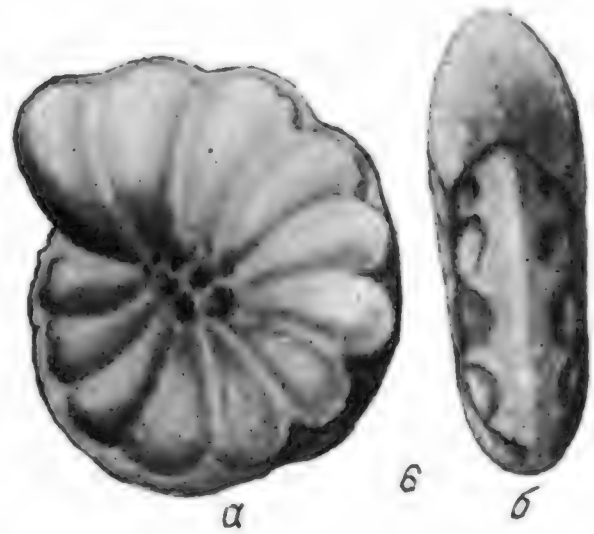
а 3 б



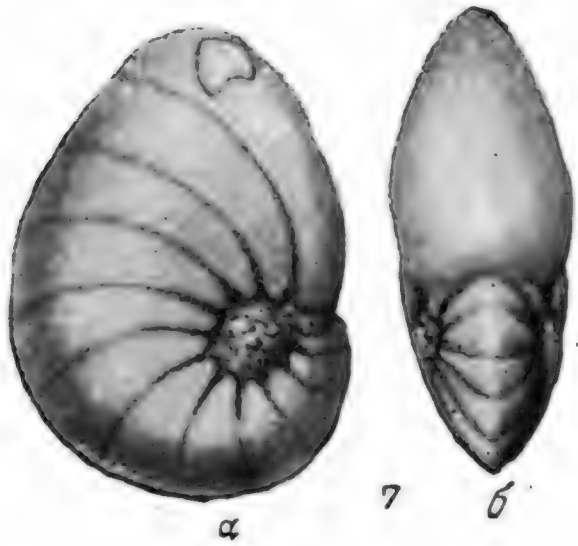
а 4 б



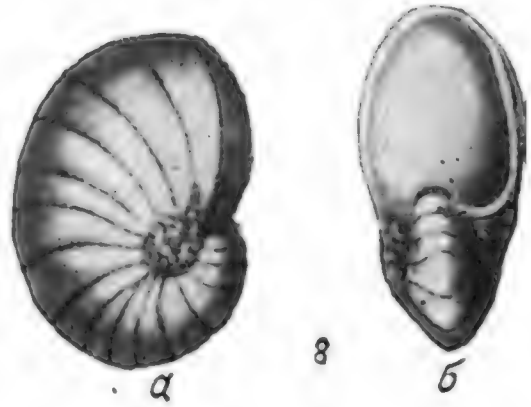
а 5 б



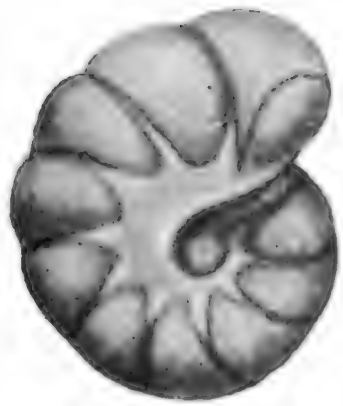
а 6 б



а 7 б

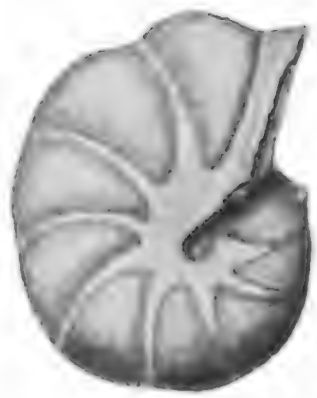


а 8 б



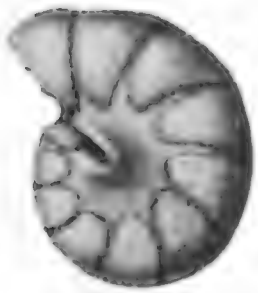
а

1 б



а

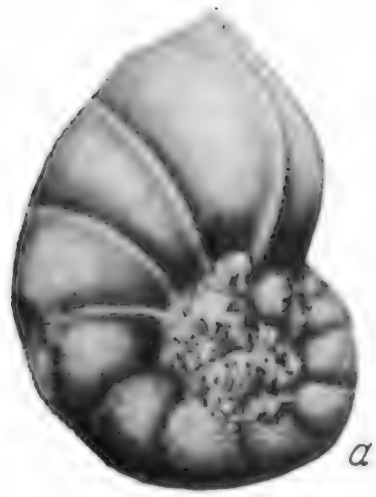
2 б



3

а

4 б



а

б

в

5

Е. В. ФОМИНА

(Геологическое управление центральных районов)

К ВОПРОСУ О СТРОЕНИИ СТЕНОК РАКОВИН НЕКОТОРЫХ ВИЗЕЙСКИХ ФОРАМИНИФЕР ПОДМОСКОВНОГО БАССЕЙНА

Вопросу значения строения стенок раковин в систематике фораминифер в настоящее время уделяется большое внимание в СССР и за рубежом. Некоторые исследователи пришли к выводу о большом таксономическом значении микроструктуры стенки, но не всегда одинаковом для разных групп фораминифер (Рейтлингер, 1950; Wood, 1949). Наиболее сложно решается этот вопрос при изучении состава и строения стенок раковин палеозойских фораминифер, так как приходится часто сталкиваться с явлениями замещения или изменения первичного раковинного вещества. Р. Каммингс (Cummings, 1955) считает, что способность к перекристаллизации или замещению у некоторых фораминифер зависит от первоначальной структуры стенки.

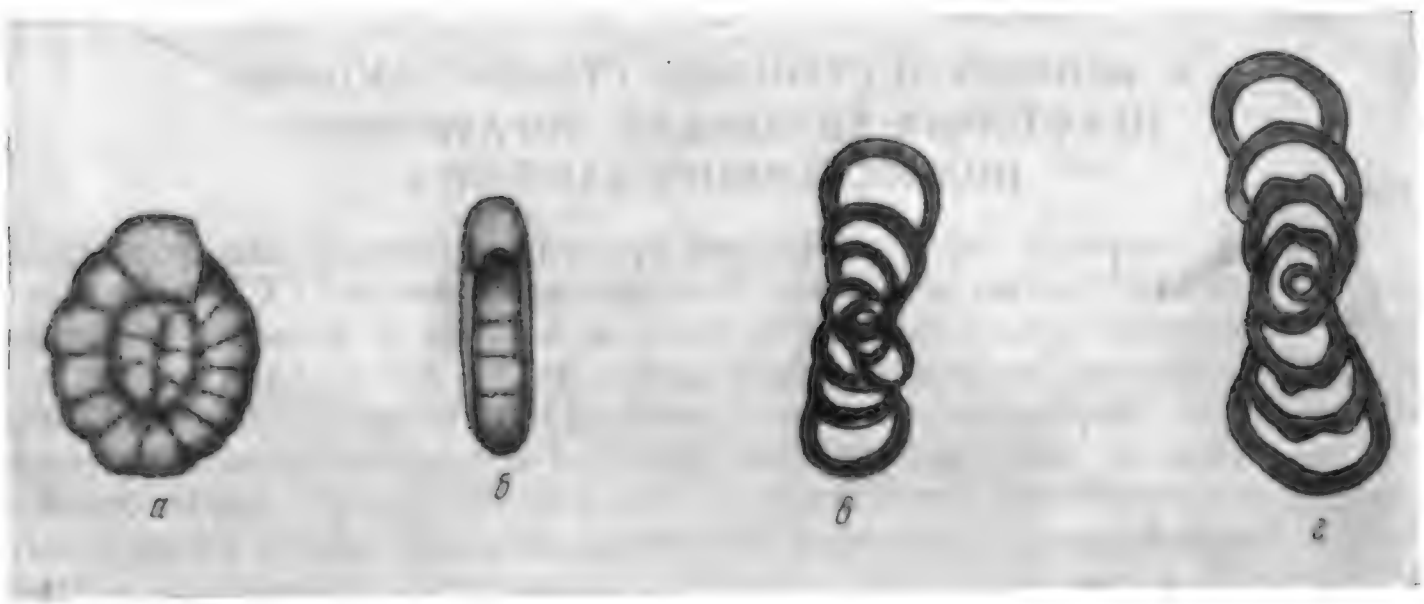
На этом основании он отмечает, выделяя подсем. Loeblichinae, что его представители имеют стенку неизвестного первичного состава и структуры вследствие ее перекристаллизации. Это подсемейство включает новый род *Loeblichia* со следующими признаками: раковина дискоидальная, уплощенная; в ранних оборотах навивание плектогироидное, в поздних — плоскоспиральное; обороты и камеры многочисленные, правильно расположенные; дополнительные отложения отсутствуют; устье полулунное. Первичная структура стенки неизвестна. Она изменена и состоит в одних случаях из вторично перекристаллизованного кальцита, в других — из аморфного или кристаллического кремнезема. Встречаются экземпляры с доломитизированной стенкой.

В одних и тех же породах Р. Каммингс обнаружил представителей родов *Loeblichia*, *Plectogyra*, *Endothyra* и *Millerella*, но изменение стенки наблюдалось только у *Loeblichia*. На этом основании Р. Каммингс делает вывод о том, что первичная структура стенки *Loeblichia* должна была сильно отличаться от структуры стенок других родов. По этой причине новый род выделен им в особое подсемейство *Loeblichinae*.

В 1948 г. в нижнетульских отложениях визейского яруса Подмосковного бассейна Д. М. Раузер-Черноусова (1948_1) описала новый вид *Quasiendothyra miranda* Raus., который по строению раковины и структуре стенки близок к роду *Loeblichia*. В этом же году Д. М. Раузер-Черноусова (1948_2) установила род *Quasiendothyra*, геноголотипом которого является *Q. kobeitusana* Raus. У вида *Q. kobeitusana* Raus. стенка известковая, состоящая из двух слоев: наружного тонкозернистого и внутреннего стекловато-лучистого. Хоматы постоянные. Вид *Q. miranda* Raus.

существенно отличается от *Q. kobeitusana* Raus. меньшими размерами, однослойной стенкой и отсутствием или непостоянством дополнительных отложений.

В юго-западной части Подмосковного бассейна, в нижнетульских карбонатных отложениях, встречены многочисленные раковины *Q. miranda* Raus., которые были нами выделены из породы. Стенки их исследовались с поверхности под бинокуляром и в шлифах в поляризованном свете. Поверхность раковин зернистая, похожая на агглютинированную. В шлифе стенка карбонатная, однослойная, при большом увеличении часто неоднородная; темные участки сменяются более светлыми, перекристаллизованными. Иногда можно различать включения кварца или окварцованные участки, угасающие в скрещенных николях как монокристалл. У некоторых раковин наружная поверхность обросла мельчайшими кристалликами кальцита, среди которых встречаются зерна кварца.



Фиг. 1. *Loebliehia miranda* (Raus.)

а и *б* — внешний вид, оригинал № 20, рис.; ×80; *в* — аксиальное сечение, оригинал № 28, фото: ×125; *г* — аксиальное сечение, оригинал № 29; фото; ×120.

Кроме оптического изучения микроструктуры стенки, мы растворяли раковины в соляной кислоте, получая нерастворимый остаток в виде разрозненных мелких кристалликов или пылевидных частиц кварца либо в виде кремневых остовов раковин. Окремнение одинаково наблюдалось у раковин, выделенных из глин и из известняков. Степень окремнения у разных экземпляров была различной.

Таким образом, у *Q. miranda* Raus., как и у *Loeblichia,* структура стенок такова, что первичное вещество их со временем могло изменяться По этому признаку, а также по однослойности стенки и слабому развитию или отсутствию дополнительных отложений вид *Quasiendothyra miranda* Raus. ближе к роду *Loeblichia,* чем к *Quasiendothyra.* На этом основании мы его относим к роду *Loeblichia* (фиг. 1).

К интересным находкам в Подмосковном бассейне в отношении микроструктуры стенок можно отнести еще раковины *Endothyranopsis* из отложений тульского горизонта и окского подъяруса, у которых стеки состоят не только из разнозернистого кальцита, как обычно, но включают также угловатые зерна кварца. Однако такого типа раковины встречаются лишь в известняках, содержащих мелкообломочный кварц. Происхождение включений кварца в стенках этих раковин пока еще неясно. Возможно

что он мог быть агглютинирован из окружающей среды, так как секреционно-агглютинированная структура стенки рода *Endothyranopsis* не исключает подобного явления (фиг. 2).

Этот факт следует сопоставить с наблюдениями Р. Каммингса (Cummings, 1955), отмечающим, что у *Endothyranopsis crassus* (Brady) из каменноугольных отложений Англии и Шотландии стенка всегда состоит из кварцевых зерен, сцементированных известковым цементом, иногда с примесью окиси железа.

Фиг. 2. *Endothyranopsis* ex. gr. *crassus* (Brady). Скошенное поперечное сечение. В стенке раковины хорошо видны крупные зерна кальцита и кварца. Оригинал № 45, фото; ×115.

Резюмируя изложенное, можно сделать вывод, что при изучении представителей рода *Endothyranopsis* нужно особое внимание обращать на включения, входящие в состав стенок раковин, что даст возможность более точно устанавливать их микроструктуру, которая, как указывалось выше, может иметь большое таксономическое значение.

В заключение автор выражает глубокую благодарность Д. М. Раузер-Черноусовой и Е. А. Рейтлингер за ценные указания.

ЛИТЕРАТУРА

Раузер-Черноусова Д. М.$_1$ Материалы к фауне фораминифер каменноугольных отложений центрального Казахстана. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1948, вып. 66.

Раузер-Черноусова Д. М.$_2$ Стратиграфия и фораминиферы нижнего карбона Русской платформы и Приуралья. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1948, вып. 62.

Рейтлингер Е. А. Фораминиферы среднекаменноугольных отложений центральной части Русской платформы. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1950, вып. 126.

Cummings R. New genera of Foraminifera from the British Lower Carboniferous. Journ. Wash. Acad. Sci., 1955, **45**.

Wood A. The structure of the wall of the test in the Foraminifera, its value in classification. Quart. Journ. Geol. Soc. London, 1949, **104**, pt. 2, N 414.

И. Н. ОРЛОВА

(Саратовнефтегазразведка)

ФОРАМИНИФЕРЫ УГЛЕНОСНОГО ГОРИЗОНТА РАЙОНА САРАТОВСКИХ ДИСЛОКАЦИЙ

Настоящая статья является кратким изложением результатов исследования фораминифер угленосного горизонта области Саратовских дислокаций. Изучение отложений угленосного горизонта этого района производилось по районам: Тепловка, Ириновка, Казанлы, Хлебновка, Слепцовка, Елшанка и Соколовая гора.

Материалом для описания фораминифер угленосного горизонта в основном послужили фораминиферы из терригенной части разреза Елшанского района. При описании было использовано 672 ориентированных шлифа, сделанных из раковин, которые были выделены из терригенных пород путем дезинтеграции, причем учитывалось как внутреннее строение фораминифер, так и их внешняя форма.

Отложения угленосного горизонта области Саратовских дислокаций по своему литологическому составу делятся на две пачки: нижнюю, сложенную чередованием песчаников, песков, алевролитов, и верхнюю, сложенную глинами. В средней части горизонта встречаются прослои известняка, лишенного микрофауны.

Мощность всего угленосного горизонта — от 5 до 35 м. Такое колебание мощности происходит за счет нижней пачки, которая то достигает максимума, то исчезает совсем.

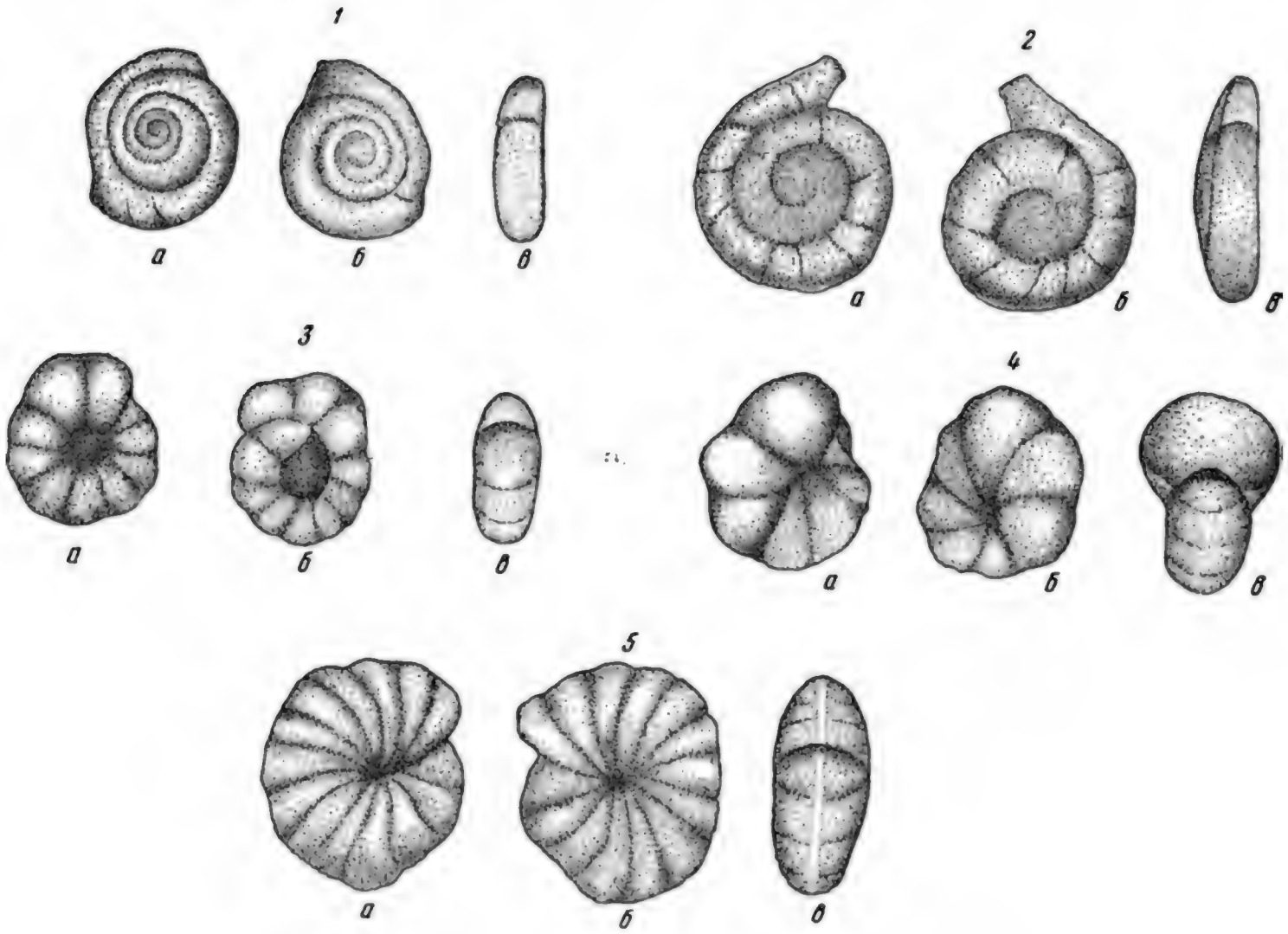
Нижняя граница угленосного горизонта проводится по смене известняков турнейского яруса терригенными породами и палеонтологически определяется исчезновением турнейского комплекса фораминифер с появлением следующих угленосных форм: *Hemidiscus contractus* sp. nov., *Rectocornuspira isachtukensis* Dain, *Quasiendothyra vera* sp. nov., *Endothyra altilis* sp. nov., *Tetrataxis sp., Eostaffella versabilis* sp. nov., *Paraarchaediscus dubitabilis* Orl. (табл. I).

Данное сообщество фораминифер обнаружено в отложениях угленосного горизонта в разрезе Елшанского района. В отложениях угленосного горизонта разрезов Хлебновки, Слепцовки, Казанлы, Тепловки, Соколовой горы и других районов встречались лишь отдельные представители фораминифер перечисленного выше комплекса, и нижняя граница проводилась по появлению или *Rectocornuspira isachtukensis* Dain (Хлебновка, Слепцовка, Казанлы, Соколовая гора), или *Paraarchaediscus dubitabilis* Orb. (Ириновка).

Верхняя граница угленосного горизонта палеонтологически отбивается по исчезновению угленосного комплекса фораминифер и появлению тульских форм (*Endothyranopsis crassus* var. *compressa* (Raus. et Reitl.),

Eostaffella mosquensis Viss., *E. mediocris* Viss.), а литологически выражена сменой терригенных пород угленосного горизонта известняками тульского горизонта.

Кроме фораминифер, в отложениях угленосного горизонта были обнаружены створки остракод, зубы рыб, членики криноидей. Присутствие фораминифер и остатков макрофауны указывает на морской характер отложений угленосного горизонта в пределах Саратовской области.



Фиг. 1—5. Рисунки описанных видов с поверхности.

1а, б, в — Hemidiscus contractus sp. nov., голотип, с. Елшанка Саратовской обл., угленосный горизонт, экз. № 1, ×24; *2а, б, в — Rectocornuspira isachtukensis* Dain, с. Песчаный умет Саратовской обл., угленосный горизонт; ×36; *3а, б, в — Quasiendothyra vera* sp. nov., с. Елшанка Саратовской обл., угленосный горизонт, экз. № 2; ×24; *4а, б, в — Endothyra altilis* sp. nov., с. Елшанка Саратовской обл., угленосный горизонт, экз. № 6а; ×24; *5а,б, в — Eostaffella versabilis* sp. nov., с. Елшанка Саратовской обл., угленосный горизонт, экз. № 10; ×24.

Фораминиферы угленосных отложений пока известны из очень немногих местонахождений. Комплекс фораминифер угленосного горизонта района Саратова в родовом отношении почти тождественен сообществу [1] фораминифер угленосных отложений Подмосковного бассейна (Раузер-Черноусова, 1948), но в видовом отношении специфичен. Однако виды из подмосковных угленосных отложений и саратовских очень близки; так, *Hemidiscus contractus* sp. nov. сходен с *Ammodiscus priscus* Raus., а *Quasiendothyra vera* sp. nov.— с *Quasiendothyra miranda* Raus. Следует отметить, что *Rectocornuspira isachtukensis* Dain, наиболее широко распространенная в нашем районе, известна в угленосных отложениях Донбасса.

[1] По последним данным, возраст фораминифер «угленосных» отложений Подмосковного бассейна древнетульский (Самойлова, Смирнова и Фомина, 1954).

Такое своеобразие сообществ фораминифер в видовом отношении в каждом отдельном местонахождении указывает на слабую связь между собой этих участков регрессировавшего бассейна. Этот факт находится в резком контрасте с чрезвычайно сходным видовым составом тульских фораминифер на всей площади Русской платформы (Раузер-Черноусова, 1941).

ОПИСАНИЕ ВИДОВ

Сем. Ammodiscidae

Род *Hemidiscus* Schellwien, 1898

***Hemidiscus contractus* sp. nov.**

Фиг. 1*а*, *б*, *в*; табл. I, фиг. 1

Раковина спирально-плоскостная, состоящая из начальной камеры и длинной трубчатой камеры. Последний оборот неправильно навитый и смещается к одной стороне раковины. Ширина трубки умеренно возрастает по оборотам. Диаметр у голотипа замерен в 0,41 мм, толщина — 0,10 мм; отношение толщины к диаметру — 0,25. Поверхность раковины гладкая. Стенка песчанистая. Устье полуэллиптическое и образовано открытым концом трубки.

Сравнение. Описанный нами вид отличается от *Ammodiscus priscus,* описанного Д. М. Раузер-Черноусовой (1948), не совсем плоскоспиральным последним оборотом. Однако в шлифах обе формы не различимы. Возможно, что *Hemidiscus contractus* тождественен *Ammodiscus priscus* Raus.

Местонахождение. Село Елшанка.

Возраст. Угленосный горизонт.

Голотип. Экз. № 1, хранится в ЦНИЛ Саратовнефтегазразведки.

Сем. Ophtalmidiidae

Род *Rectocornuspira Warthin*, 1930

***Rectocornuspira isachtukensis* Dain nom. msc.**

Фиг. 2*а*, *б*, *в*, табл. I, фиг. 2—5

Раковина эволютная, спирально свернутая с небольшой выпрямленной частью. Спиральная часть уплощенная, сжатая с боков, с округлым периферическим краем. Трубчатая камера очень слабо расширяющаяся в диаметре по оборотам. Трубка образует от $1^1/_2$ до $4^1/_2$ оборотов. Ось плоскости навивания слегка колеблется по оборотам. Снаружи предпоследний оборот с одной стороны открыт больше, чем с другой. Выпрямленная часть трубки небольшая, и ее диаметр меньше диаметра трубки спиральной части в 2—3 раза. Поверхность раковины неровная. Трубчатая камера имеет заметные пережимы с внешней стороны в виде поперечных борозд, но никаких выступов на внутренней поверхности стенки не заметно. Стенка темная, известковистая, с более темным наружным слоем. Устье простое, округлое на конце трубки.

Сравнение. Описанная нами форма отличается от *Rectocornuspira isachtukensis,* описанной Л. Г. Даин, только несколько большими размерами.

Местонахождение. Село Песчаный Умет.
Возраст. Угленосный горизонт.

Сем. Endothyridae

Род *Quasiendothyra* Rauser, 1948

***Quasiendothyra vera* sp. nov.**

Фиг. 3*а*, *б*, *в*; табл. I, фиг. 6, 7

Раковина спирально-свернутая, инволютная в ранней стадии, в поздней — эволютная с одной стороны и полуинволютная — с другой. Боковые стороны раковины почти параллельны друг другу. Начальные обороты в осевом сечении часто выходят за пределы общей ширины раковины. Отношение ширины к диаметру — 0,33—0,42.

Размеры. Диаметр колеблется от 0,29 до 0,36 мм, ширина — от 0,096 до 0,12 мм. У голотипа диаметр замерен в 0,31 мм, ширина — 0,12 мм. Оборотов насчитывается $3^1/_2$—5.

Начальная камера замерена в 0,024 мм. Камеры слегка выпуклые, невысокие. Перегородки прямые, в последнем обороте их насчитывается 10—12. Спираль раскручивается медленно по оборотам. Диаметры раковин по оборотам у наиболее характерных особей из местонахождения с. Елшанка следующие (в мм):

№ экземпляра	I	II	III	IV	V
682/4	0,072	0,12	0,19	0,34	—
678/4	0,072	0,12	0,22	0,34	—
707/4	0,072	0,14	0,24	0,29	(3,5 обор.)
716	0,096	0,14	0,24	0,34	—
678	0,050	0,096	0,15	0,24	0,36
687	0,072	0,096	0,14	0,24	0,36

Стенка темная, известковистая, однородная. Толщина стенки в последнем обороте — 0,01 мм. Дополнительные отложения образуют непостоянные псевдохоматы, иногда имеющие вид хомат в виде узких гребней по бокам узкого устья.

Устье простое в виде щелевидного узкого отверстия в основании перегородок и имеет полулунную форму.

Сравнение. Описанный нами вид отличается от *Quasiendothyra miranda,* описанной Д. М. Раузер-Черноусовой (1948), большей толщиной раковины, меньшим числом камер в последнем обороте и более быстрым разворотом спирали.

Местонахождение. Село Елшанка.
Возраст. Угленосный горизонт.
Голотип. Экз. № 11, хранится в ЦНИЛ Саратовнефтегазразведки.

Род *Endothyra* Phillips, 1846

***Endothyra altilis* sp. nov.**

Фиг. 4*а*, *б*, *в*; табл. I, фиг. 8, 9

Раковина спирально-свернутая, не вполне симметричная, инволютная, сжатая с боков. Отношение толщины к диаметру — 0,50.

Размеры. Диаметр колеблется от 0,36 до 0,56 мм, толщина — от 0,12 до 2,0 мм. У голотипа диаметр равен 0,41, толщина — 0,20 мм. Оборотов насчитывается $1^1/_2$—2, иногда — $2^1/_2$. Спираль раскручивается быстро. Камер в последнем обороте — 7—9. Камеры выпуклые, увеличивающиеся в высоту и ширину по оборотам. Швы вдавленные. Перегородки прямые, длинные, иногда утолщенные на концах.

Стенка темная, известковистая. Толщина стенки в последнем обороте — 0,20—0,24 мм, иногда — лишь 0,12 мм.

Устье щелевидное у основания перегородок и имеет полулунную форму.

Сравнение. От *Endothyra bowmani* Phillips отличается меньшим количеством оборотов и несколько меньшими размерами.

Местонахождение. Село Елшанка.

Возраст. Угленосный горизонт.

Голотип. Экз. № 12, хранится в ЦНИЛ Саратовнефтегазразведки.

Сем. Fusulinidae

Род *ostaffella* Rauser, 1948

Eostaffella versabilis sp. nov.

Фиг. 5*а*, *б*, *в*; табл. I, фиг. 10, 11

Раковина чечевицеобразная, сжатая с боков, с небольшими пупочными впадинами. Отношение ширины к диаметру — 0,44—0,45.

Размеры. Диаметр колеблется в пределах от 0,31 до 0,41 мм, ширина — 0,19 мм.

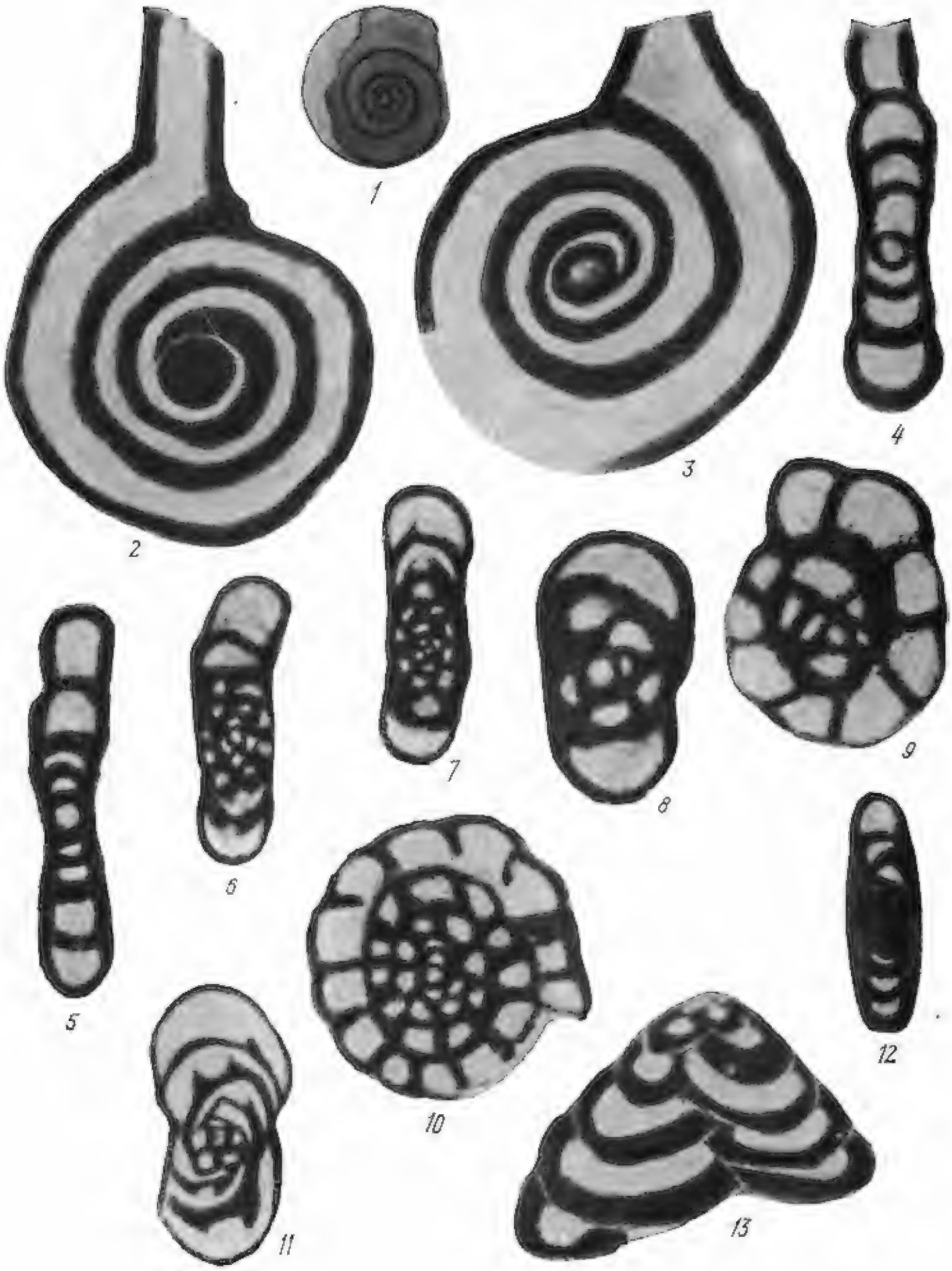
Оборотов насчитывается $3^1/_2$—$4^1/_2$. Диаметр начальной камеры — от 0.024 до 0,048 мм. Ранние обороты эндотироидные, последующие колеблются незначительно по оборотам, последний и предпоследний обороты лежат в одной плоскости. Спираль раскручивается быстро. Диаметры раковин по оборотам у наиболее характерных особей из местонахождения с. Елшанки следующие (в мм):

№ экземпляра	I	II	III	IV	V
614/1	0,048	1,196	0,14	0,24	0,36
572/4	0,024	—	—	0,22	0,36
640/4	—	—	0,16	0,26	0,34 (4 $^1/_2$ об.)
667/4	0,048	—	0,17	0,26	0,34 (4 $^1/_2$ об.)
580/4	0,036	0,12	0,15	0,31	0,35 (4 $^1/_2$ об.)

Стенка темная, известковистая. Толщина стенки замерена в 0,012 мм. Дополнительные отложения представлены в виде псевдохомат, а иногда очень ясно видны хоматы. Перегородки прямые, их число — 13—15 в последнем обороте.

Сравнение. Наша форма близка к *Eostaffella tujmasensis* Viss. (1948) по характеру изменения плоскостей навивания и хорошо развитым псевдохоматам, а иногда даже ясным хоматам, но отличается от *Eost. tujmasensis* меньшим числом оборотов, меньшими размерами и более низкой спиралью, начиная с четвертого оборота.

Таблица I



Местонахождение. Село Елшанка.
Возраст. Угленосный горизонт.
Голотип. Экз. № 13, хранится в ЦНИЛ Саратовнефтегазразведки.

ЛИТЕРАТУРА

Виссарионова А. Я. Примитивные фузулиниды из нижнего карбона Европейской части СССР. Тр. Инст. геол. наук АН СССР, 1948, вып. 62.
Раузер-Черноусова Д. М. К стратиграфии и палеогеографии визейского и намюрского ярусов Центральной части Русской платформы и Южного Приуралья. Изв. АН СССР, сер. геол., 1941, вып. 2.
Раузер-Черноусова Д. М. Некоторые новые виды фораминифер из нижнекаменноугольных отложений Подмосковного бассейна. Тр. Инст. геол. наук АН СССР, 1948, вып. 62.
Самойлова Р. Б., Смирнова Р. Ф., Фомина Е. В. Новые данные по стратиграфии тульского горизонта нижнего карбона Подмосковной котловины. Докл. Акад. наук СССР, 1954, **96**, № 2.

ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ I

Все фигуры, кроме фиг. 1, даны с увелич. 100.

Фиг. 1. *Hemidiscus contractus* sp. nov. Село Елшанка Саратовской области, угленосный горизонт; × 40.

Фиг. 2—5. *Rectocornuspira isachtukensis* Dain., Песчаный Умет Саратовской области, угленосный горизонт.

Фиг. 6 и 7. *Quasiendothyra vera* sp. nov. Село Елшанка Саратовской области, угленосный горизонт.

Фиг. 7 — голотип, экз. № 11.

Фиг. 8 и 9. *Endothyra altilis* sp. nov. Село Елшанка Саратовской области, угленосный горизонт.

Фиг. 8 — голотип, экз. № 12.

Фиг. 10 и 11. *Eostaffella versabilis* sp. nov. Село Елшанка Саратовской области, угленосный горизонт.

Фиг. 11 — голотип, экз. № 13.

Фиг. 12. *Paraarchaediscus dubitabilis* Orl. Село Елшанка Саратовской области, угленосный горизонт.

Фиг. 13. *Tetrataxis* sp. Село Елшанка Саратовской области, угленосный горизонт.

А. Д. МИКЛУХО-МАКЛАЙ

(Ленинградский государственный ордена Ленина университет им. А. А. Жданова)

НОВОЕ СЕМЕЙСТВО ФОРАМИНИФЕР — TUBERITINIDAE M.-MACLAY FAM. NOV.

В 1928 г. Дж. Гелловей и Б. Харлтон (Galloway a. Harlton, 1928) в результате исследований пенсильванских отложений Оклахомы и Техаса обнаружили мелкие одно- и многокамерные раковинки проблематических организмов, описанные ими под родовым названием *Tuberitina* Galloway et Harlton. Этот род был отнесен ими к фораминиферам, но систематическое положение его в общей системе фораминифер авторами не было установлено. В 1933 г. в русском издании известной работы Д. Кешмэна дан перевод диагноза рода *Tuberitina* и отмечено, что этот род вообще к отряду Foraminifera, возможно, не относится. Позднее новые данные относительно туберитин появились в ряде отечественных работ. Так, А. В. Михайлов (1939) описывает новый вид — *Tuberitina maljavkini* Mikh., И. С. Сулейманов (1948) — *Tuberitina minima* Sul., Е. А. Рейтлингер (1950) — *Tuberitina collosa* Reitl. и некоторые другие виды.

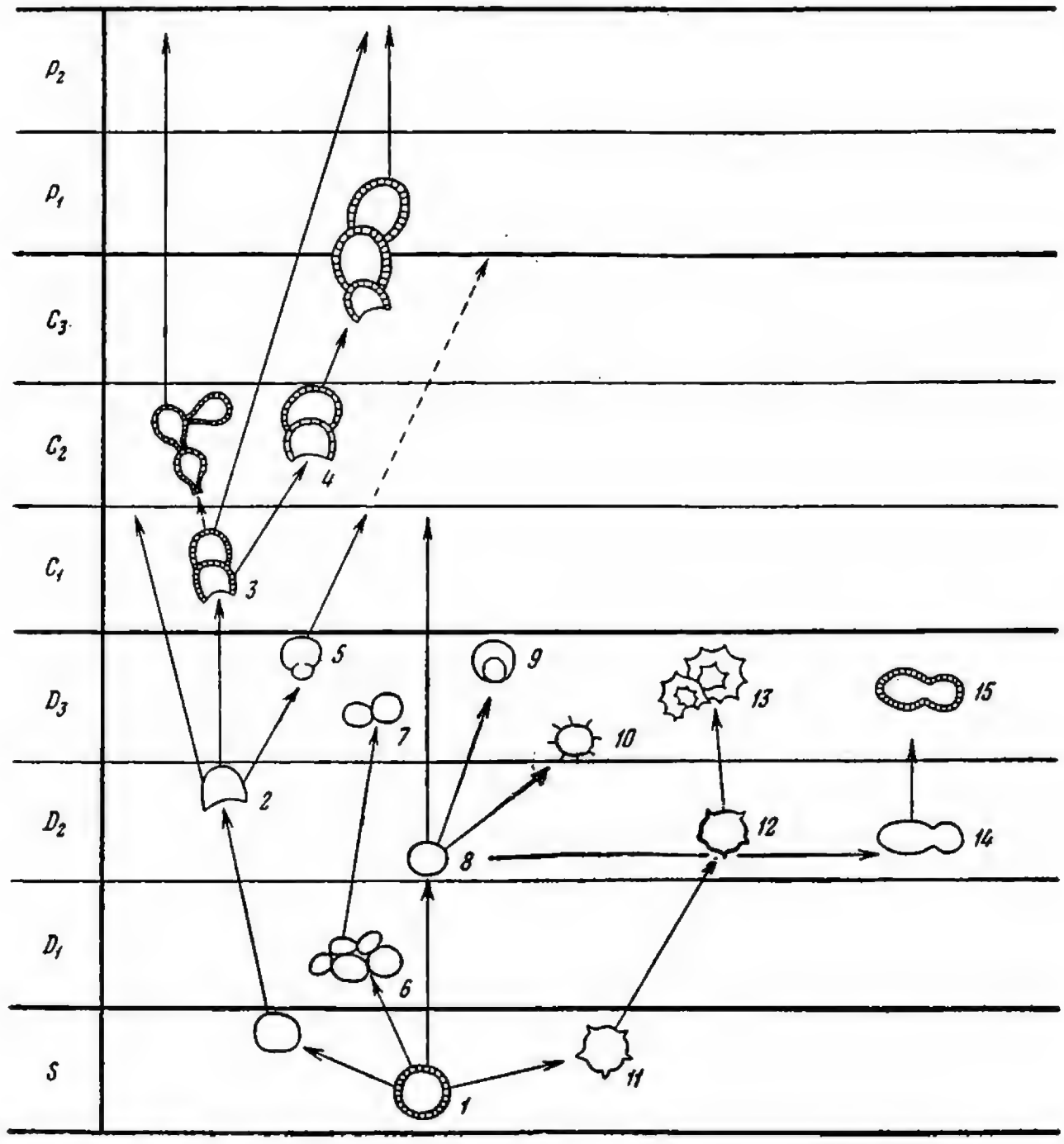
Таким образом, в настоящее время нам известны следующие виды, относящиеся к интересующему нас роду: *Tuberitina bulbacea* Galloway et Harlton, 1928 (генотип), *T. maljavkini* Mikhailov, 1939, *T. minima* Suleimanov, 1948, *T. collosa* Reitlinger, 1950.

Систематическое положение туберитин трактовалось весьма различно: Дж. Гелловей (Galloway a. Harlton, 1928) и А. В. Михайлов (1939) условно присоединяли их к нодозинеллидам, Е. А. Рейтлингер (1950) считала возможным их отнести предположительно к саккамминидам. Сейчас, как представляется, накопилось достаточно материала, чтобы определить стратиграфический интервал, в котором встречаются туберитины, рассмотреть изменения, которые претерпела эта группа в ходе геологического времени, установить разделение интересующих нас организмов на более мелкие систематические единицы и обсудить вопрос о систематическом положении туберитин.

Время существования. Наиболее древние туберитины встречаются в среднедевонских отложениях, а наиболее поздние — в верхнепермских. Ранние девонские туберитины сравнительно редки. С течением времени они встречаются все чаще и достигают максимального расцвета в каменноугольный период. В перми *Tuberitina* значительно сокращаются в числе и новых форм по сравнению с предшествовавшим периодом не дают. На рубеже перми и триаса эта группа исчезает.

Морфогенез туберитин и условия жизни. Наиболее архаические туберитины девона характеризуются в основном очень узким диском прикрепления (фиг. 1). Позднее, в раннекаменноугольную эпоху,

ширина диска прикрепления у этих форм постепенно расширяется, видимо, вследствие необходимости более прочного прикрепления. В это время некоторые туберитины образуют скопления пористых раковин-колоний. В верхнем девоне и карбоне обособливаются 3 ветви туберитин: одна из них характеризуется раковинами с камерами более или менее постоянных размеров и тонкопористой стенкой (типа *Tuberitina bulbacea*),



Фиг. 1. Схема филогенетических взаимоотношений представителей Tuberitinidae M.-Maclay fam. nov. и Saccamminidae Brady, 1884.

1 — *Psammosphaera*; *2* — *Eotuberitina* M.-Maclay gen. nov.; *3* — *Tuberitina* Galloway et Harlton, 1928; *4* — *Capidulina* Maslov, 1935; *5* — *Neotuberitina* M.-Maclay gen. nov.; *6* — *Sorosphaera*; *7* — *Rauserina* Antropov, 1950; *8* — *Archaesphaera* Suleimanov, 1945; *9* — *Eovolutina* Antropov, 1950; *10* — *Neoarchaesphaera* M.-Maclay, 1955; *11* — *Ihurammina*; *12* — *Parathurammina* Suleimanov, 1945; *13* — *Uralinella* Bykova, 1952; *14* — *Bisphaera* Birina, 1948; *15* — *Cribrosphaerella* Reitlinger, 1954.

вторая — с малой начальной камерой, с устьем и более крупной последующей непористой или очень тонкопористой раковиной (типа *Tuberitina maljavkini*) и третья, появившаяся наиболее поздно,— с однокамерными в нижнем карбоне, а затем с колониальными в среднем карбоне раковинами и грубопористой стенкой (типа *Tuberitina collosa*). В дальнейшем туберитины типа *T. bulbacea* и *T. collosa* без заметных изменений морфологического облика просуществовали до конца палеозойской эры.

Туберитины, по-видимому, не были безразличными к температурным условиям, хотя, вероятно, и переносили значительные колебания солености морских вод. В теплых мелководных морских бассейнах девона, карбона и нижней перми они получали все необходимое для своего развития и достигали широкого распространения в шельфовых морях. В позднепермское время, в связи с охлаждением морских вод, они совершенно исчезают в Сибирской зоогеографической области и продолжают существовать в виде реликтовых форм в теплых морских водах Кавказской зоогеографической области (Миклухо-Маклай, 1955).

Происхождение туберитин. Начало туберитинам дали, по-видимому, некоторые однокамерные *Psammosphaera,* обнаруживающие уже в силуре, по данным П. Данна (Dunn, 1942), признаки прикрепления. Таким образом, туберитины и саккамминиды имеют, по всей вероятности, общее происхождение. Наиболее древние туберитины, как и некоторые «псаммосферы», видимо, еще неустойчиво прикреплялись к субстрату или плавающим предметам. Этот признак оказался в ходе эволюции полезным для одной из групп фораминифер (*Tuberitina*), и с течением времени они переходили к все более прочному прикреплению, постепенно расселяясь в мелководье.

Для другой же группы фораминифер, оставшейся на больших глубинах, наоборот, оказалось полезным сохранить способность к пассивному перемещению по морскому дну (*Psammosphaera),* либо выработать способность к плаванию (*Parathurammina*). Туберитины в ходе развития выработали некоторые признаки, оказавшиеся им весьма полезными, а именно: более широкий диск прикрепления, пористую стенку и способность образовывать колониальные сообщества. Все эти изменения были тесно связаны с особенностями жизни этой группы.

Вместе с тем одна группа туберитин (типа *T. maljavkini*), как и ее предки *Psammosphaera,* сохранила непористую или неотчетливо пористую стенку и, по-видимому, вновь обрела возможность пассивного перемещения по морскому дну. Эти «свободные» туберитины для общения со средой имели, надо полагать, периодически закрывающееся устье.

Наблюдая изменения морфологии туберитин в процессе эволюционного развития, можно видеть, что они были вполне подобны тем, которые претерпели в дальнейшем близкие им саккамминиды (фиг. 1). Для обоих филогенетических стволов характерен постепенный переход от неколониальных форм к колониальным, от песчанистых — к известковым и от непористых стенок — к пористым. Вместе с тем указанные признаки у туберитин получили более отчетливое выражение, что находит свое логическое объяснение в различиях условий обитания сравниваемых групп. По мнению авторитетных исследователей (Кешмэн, 1933; Galloway, 1933, и др.), саккамминиды были обитателями холодных морских вод или существовали на довольно значительных глубинах. Это был пассивно перемещаемый бентос или планктон (Быкова, 1952), тогда как туберитины всегда были прикрепленными формами неглубоких теплых морских водоемов. Широкое распространение туберитин в карбоне было обусловлено общим потеплением климата Земли в этом периоде, а резкое сокращение ареала их обитания в пермское время связано с дифференцировкой климатических поясов (Миклухо-Маклай, 1955).

Изложенное позволяет заключить, что существенные черты параллельного развития туберитин и некоторых саккамминид связаны с общностью их происхождения, а различия между ними вызваны разницей в условиях обитания. Кроме того, приведенные материалы, как представляется, достаточно убедительно свидетельствуют о том, что туберитины

Таблица 1

Сравнительная характеристика отдельных родов сем. Tuberitinidae M.-Maclay fam nov.

Род	Признаки				
	строение стенки	характер камер	устье	образ жизни	время существования
Eotuberitina M .-Maclay gen. nov.	Стенка тонкая, непористая или очень тонкопористая	Однокамерные формы	Отсутствует	Бентонные прикрепленные формы	D_2—C_1
Tuberitina Galloway et Harlton, 1928	Стенка средней толщины всегда отчетливо пористая	Однокамерные, часто колониальные	Отсутствует	То же	C_1—P_2
Capidulina Maslov, 1935	Стенка относительно толстая, грубопористая	Однокамерные, обычно колониальные	Отсутствует	То же	C_2—P_2
Neotuberitina M.-Maclay gen. nov.	Стенка непористая, у древних представителей и очень тонкопористая у поздних	Двухкамерные, реже трехкамерные формы, неколониальные	Имеется в виде прорези	Бентонные неприкрепленные формы	D_3—C_1

принадлежат к более крупной систематической единице, нежели род, и должны быть выделены в особое семейство. Нельзя не отметить, наконец, что как туберитины, так и некоторые *Saccamminidae* (например, *Parathurammina*) обнаруживают весьма большое сходство с раковинными амебами (например, *Difflugia, Arcella* и др.) (Calvez, 1955; Galloway, 1933). Это сходство, вероятно, следует рассматривать как конвергенцию.

Приведенный анализ изменения морфологии Tuberitinidae в ходе геологического времени содействовал выявлению естественных групп, соответствующих родам. Не может быть сомнения, что все это при дальнейшем изучении будет способствовать установлению стратиграфической ценности этой группы, в настоящее время недостаточно учитываемой.

Сравнительная характеристика отдельных родов приведена в табл. 1.

Ниже даются диагнозы семейства и родов, входящих в него.

ПОДКЛАСС FORAMINIFERA ORBIGNY, 1826
ОТРЯД ASTRORHIZIDA

Сем. Tuberitinidae M.-Maclay fam. nov.

Раковины прикрепленные, у уклоняющихся форм (*Neotuberitina* M.-Maclay gen. nov.) — свободные, состоящие из одной или нескольких полусферических камер, прочно соединенных между собой посредством гладкого диска. Стенка темная, тонкозернистая, по-видимому известковая. Структура стенки у ранних представителей непористая, у поздних — отчетливо пористая. У прикрепленных форм устье отсутствует.

Распространение и возраст. В девоне распространены мало, в карбоне очень широко (вероятно, во всех зоогеографических провинциях), в верхней перми — лишь в Кавказской зоогеографической области.

К данному семейству относятся следующие роды: *Eotuberitina* M.-Maclay gen. nov.; *Tuberitina* Galloway et Harlton, 1928; *Capidulina* Maslov, 1935; *Neotuberitina* M.-Maclay gen. nov.

Eotuberitina M.-Maclay gen. nov.

Тип рода — *Tuberitinamaljavkini* Reitlinger = *Eotuberitina reitlingerae* M.-Maclay nom. nov (Рейтлингер, 1950, стр. 88, табл. XIX, фиг. 2), средний карбон Московской впадины.

Диагноз. Раковины маленькие, состоящие из одной камеры, с варьирующими по размерам дисками прикрепления. Стенка темная, мелкозернистая, тонкая, непористая или очень тонкопористая.

Распространение. Средняя Азия, Казахстан, Урал, Русская платформа.

Возраст. Средний девон — средний карбон.

Tuberitina Galloway et Harlton, 1928

Тип рода — *Tuberitina bulbacea* Galloway et Harlton, верхний карбон, Оклахома.

Диагноз. Раковины состоят из одной или нескольких камер более или менее одинаковых размеров, соединенных между собой дисками. Стенка средней толщины, темная, отчетливо пористая.

Распространение. Европейская часть СССР, Урал, Кавказ, Казахстан, Средняя Азия, Китай, Северная Америка.

Возраст. Нижний карбон — пермь.

Capidulina Maslov, 1935

Тип рода — *Capidulina hemisphaerica* Maslov, 1935, средний карбон, Донецкий бассейн.

Диагноз. Раковины относительно крупные, состоящие из одной или нескольких камер, соединенных дисками. Стенка относительно толстая, темная, грубопористая.

Распространение. Европейская часть СССР, Средняя Азия, Кавказ.

Возраст. Средний карбон — верхняя пермь.

Neotuberitina M.-Maclay gen. nov.

Тип рода — *Tuberitina maljavkini* Mikhailov (стр. 48, табл. I, фиг. 11), нижний карбон, западное крыло Московской впадины.

Диагноз. Раковины маленькие, свободные, состоящие обычно из двух камер; первая — небольшая, последующая — в два или несколько раз большая. Стенка темная, непористая или очень тонкопористая у более поздних видов. В средней части диска прорезь, соответствующая апертуре.

Распространение. Европейская часть СССР, Урал, Казахстан и Средняя Азия.

Возраст. Верхний девон — нижний карбон, возможно средний и верхний карбон.

ЛИТЕРАТУРА

Быкова Е. В. Фораминиферы и остракоды ордовика и девона Русской платформы. В кн.: Микрофауна СССР, сб. 5. Л.— М., Гостоптехиздат, 1952 (Тр. Всес. нефт. геологоразвед. инст., вып. 60).

Кэшмен Д. Фораминиферы. Л., 1933.

Маслов В. П. Новые данные о фораминиферах Донбасса и их роль, как маркирующих организмов. Геология на фронте индустриализации. «Азчергеогидрогеодезия», № 4, 1935.

Миклухо-Маклай А. Д. Некоторые вопросы зоогеографического районирования морской перми СССР и корреляция верхнепалеозойских отложений Средней Азии, Кавказа, Закавказья и Уссурийского края. Уч. зап. Ленингр. унив., геол. сер., вып. 6, № 189, 1955.

Михайлов А. В. К характеристике родов нижнекаменноугольных фораминифер территории СССР. Сб. Ленингр. геол. упр., 1939, № 3.

Рейтлингер Е. А. Фораминиферы среднекаменноугольных отложений Центральной части Русской платформы. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1950, вып. 126.

Сулейманов И. С. О некоторых нижнекаменноугольных фораминиферах Стерлитамакского района. Тр. Инст. геол. наук Акад. наук СССР, 1948, вып. 62.

Calvez J. Traité de zoologie, t. I, fasc. 2. Paris, 1955.

Dunn P. Silurian Foraminifera of the Missisipi basin. Journ. Palaentol., 1942, 16, No 3.

Galloway J. A manual of Foraminifera. Bloomington, Indiana 1933. (James Furman Kemp memorial, ser. publ., No 1).

Galloway J. a. Harlton B. Some Pennsylvanian Foraminifera of Oklahoma, with special reference to the genus Orobias. Journ. Palaentol., 1928, 2, No 4.

СОДЕРЖАНИЕ

От редакции 3

А. Д. Миклухо-Маклай, Д. М. Раузер-Черноусова и С. Е. Розовская. Систематика и филогения фузулинидей 5

В. Г. Морозова. К систематике и морфологии палеогеновых представителей надсемейства Globigerinidea 22

Е. А. Рейтлингер. К вопросу систематики и филогении надсемейства Endothyridea 53

А. К. Богданович. Онтогенетическое развитие *Quinqueloculina konkensis* из конкских отложений Предкавказья и соображения о самостоятельности рода *Adelosina* Orb. 74

Е К. Шуцкая. Изменчивость некоторых нижнепалеогеновых планктонных фораминифер Северного Кавказа 84

Г. Д. Киреева. Некоторые экологические морфы швагерин Бахмутской котловины Донецкого бассейна 91

В. А. Крашенинников. О строении устья у некоторых представителей нонионид и эльфидиид 105

Е. В. Фомина. К вопросу о строении стенок раковин некоторых визейских фораминифер Подмосковного бассейна 121

И. Н. Орлова. Фораминиферы угленосного горизонта района Саратовских дислокаций 124

А. Д. Миклухо-Маклай. Новое семейство фораминифер — Tuberitinidae M.-Maclay fam. nov. 130

Вопросы микропалеонтологии вып. 2

•

Утверждено в печать Отделением Геолого-Географических наук Академии наук СССР

•

Редактор издательства *П. С. Котляревская.* Технический редактор *Т. П. Поленова*

РИСО АН СССР № 2—25В. Сдано в набор 10/III-1958 г. Подписано в печать 25/VIII-1958 г.
Формат бум. 70×108$^{1}/_{16}$. Печ. л. 8 5 (11,64) + 7 вклеек. Уч.-изд. л. 12,4
Тираж 1600 экз. Т-07483. Издат. № 2389. Тип. зак. № 266

Цена 9 руб.

Издательство Академии наук СССР
Москва, Подсосенский пер., д. 21

2-я типография Издательства АН СССР
Москва, Шубинский пер., д. 10

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
9	4 сн.	Schern.	Tchern.
17	17 сн.	*Nipponitlla*	*Nipponitella*
81	Табл. 1	*a5*	*4a*
121	4 сн.	1948_2	1948_1
121	7 сн.	1948_1	1948_2

Цена 9 р.

С 1/I-61 г.
Цена р. 2 к. 90